Nicht f. d. Austausch

Beiträge zur Histologie der Schlangenhaut

Mit 62 Abbildungen im Text und 1 Tafel

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Dora Pockrandt
aus Berlin-Spandau

Tag der Promotion: 22. Februar 1937
Tag der mündlichen Prüfung: 29. April 1936

1937

741

Beiträge zur Histologie der Schlangenhaut

Mit 62 Abbildungen im Text und 1 Tafel

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Dora Pockrandt
aus Berlin-Spandau

Tag der Promotion: 22. Februar 1937
Tag der mündlichen Prüfung: 29. April 1936

1937

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse
Prof. Dr. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 62. Abt. f. Anatomie. 1937.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin-Frohnau.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung, Material, Methoden 275
II. Die Epidermis der Schlangenhaut 276
A. Oberhäutchen und seine Strukturen bei Schlangen und Eidechsen . 276
B. Stratum corneum; Verhornung 287
C. Stratum profundum 293
III. Die Epidermis-Korium-Verbindung 295
IV. Das Korium 297
A. Blutgefäßnetz 297
B. Funktionelle Anpassung der Koriumstrukturen 300
1. Kollagene Fasern 301
2. Elastische Fasern 307
C. Ergänzende Bemerkungen 315
V. Über die Hautsinnesorgane 317
VI. Schluß. Zusammenfassung 320
VII. Literaturverzeichnis 321
VIII. Tafelerklärung 322

I. Einleitung, Material, Methoden.

Die Haut der Reptilien war der Gegenstand von schon vielen Untersuchungen. Ich erinnere an die Befunde von W. J. Schmidt (1909—1921) u. a. Eine zusammenfassende Darstellung der älteren Arbeiten bis 1931 findet sich bei Lange (1931) im Handbuch der vergleichenden Anatomie. So ist es nicht nötig, hier noch einmal einen geschichtlichen Überblick zu geben. Außer bei Ficalbi (1888)

wird die Schlangenhaut nur nebensächlich untersucht, und dann vor allem nur, soweit es sich um die bekannteren Arten handelt. Das lag zum großen Teil daran, daß den Bearbeitern ein reichhaltiges Schlangenhautmaterial nicht zugänglich war.

Das Fehlende zu ergänzen und zu vervollständigen, ist meine Aufgabe. Ich werde mich vor allen Dingen auf die Bearbeitung der Schlangenhaut beschränken.

Zur Untersuchung diente folgendes Schlangenmaterial:

1. Fam.	Typhlopidae	1 Art,
2. Fam.	Glauconiidae	1 Art,
3. Fam.	Boidae	6 Arten,
4. Fam.	Ilysiidae	2 Arten,
5. Fam.	Uropeltidae	1 Art,
6. Fam.	Colubridae	
	Aglypha	17 Arten,
	Opisthoglypha	6 Arten,
	Proteroglypha	8 Arten,
7. Fam.	Viperidae	
	Viperinae	9 Arten,
	Crotalinae	6 Arten.
	Zusammen	57 Arten.

Für die Untersuchung der Oberhäutchenstruktur standen mir dazu noch abgestreifte Natternhemden zur Verfügung, so daß sich die Zahl der Arten hierfür auf 77 erhöht. Die Gestalt der Oberhäutchenzellen bei Eidechsen wurde an 21 Arten verfolgt.

Die Schlangenhäute wurden fixiert in Bouin, Sublimat-Alkohol-Eisessig, Sublimat-Formol-Eisessig oder in Formol-Alkohol. Für die weitere Behandlung wurden die Stückchen über Methylbenzoat und Methylbenzoatcelloidin in Paraffin oder für dünnere Schnitte in Celloidin-Paraffin eingebettet. Dieses war besonders für die auch mit starker Hornschicht versehenen Hautstückchen geeignet, von denen Serienschnitte von 4—6 Mikra gemacht werden konnten. Schnitte von 3—4 Mikra wurden für ganz feine Untersuchungen angefertigt.

Gefärbt wurden die Schnitte mit den gebräuchlichen Farbengemischen: Delafieldsches Hämatoxylin-Erythrosin, Eisenalaun-Hämatoxylin-Orange G, nach Heidenhain, Nucplascoll, vor allem aber Azan. Zur Färbung der elastischen Fasern dienten Resorcin-Fuchsin nach Weigert und Orcein nach Unna-Taenzer. Besondere Färbungen sollen an den betreffenden Stellen Erwähnung finden.

Um die Strukturen der Oberhäutchen besser hervortreten zu lassen, wurden entweder die ungefärbten Schuppen der Natternhemden in Luft untersucht, oder die Hautstückchen wurden, wenn sie dem in Bouin fixierten Material abgenommen waren und durch die Pikrinsäure ein gelbes Aussehen hatten, in Methylenblau gebracht und getrocknet. Die Zellgrenzen traten dann besonders schön als dunkelblaue Linien auf gelbem Grund hervor.

II. Die Epidermis der Schlangenhaut.

A. Oberhäutchen und seine Strukturen bei Schlangen und Eidechsen.

Eine Übersicht über die Verhältnisse beim Oberhäutchen ist in der Bearbeitung von Lange (1931) zu finden, so daß ich gleich auf meine Befunde zu sprechen komme.

Auch im Schuppenwinkel konnte ich das Oberhäutchen beobachten, das dort oft bestritten worden ist. Bei *Tropidonotus natrix* und *Psammophis sibilans*, beide im Stadium der Häutung, konnten die Oberhäutchen im Schuppenwinkel gut nachgewiesen werden. Sie sind an den Enden abgeplattete, in der Mitte durch den Kern emporgewölbte Zellen, die zur Unterseite der Schuppe und zur Basis der folgenden an Höhe zunehmen. Die schmalen äußeren Häutungszellen folgen den Wölbungen der Oberhäutchenzellen. Die „höckerige Skulptur" (Leydig, 1873) läßt sich gut aus den durch den Kern hervorgerufenen Erhebungen der Oberhäutchenzellen im Schuppenwinkel ableiten. Daneben kann ein Kranz von kleineren rundlichen Höckern vorhanden sein. Diese Skulptur verhindert, daß Schuppen und Schienen allzu stark aufeinander reiben oder zusammen kleben. Nach meinen vergleichenden Untersuchungen sind diese Erhebungen im Schuppenwinkel am meisten ausgeprägt bei den Wüsten- und Trockenschlangen (*Lachesis*, *Crotalus*, *Cerastes*, *Bitis*); bei den feuchtigkeitsliebenden nehmen sie an Höhe ab (*Python*, *Tropidonotus*). Die Baumschlangen *Herpetodryas* und *Dryophis* weisen in ihrer verhältnismäßig dünnen Haut ganz kleine, aber dafür zahlreiche Erhebungen auf. Endlich besitzen die Seeschlangen (*Platurus*) nur noch äußerst geringe Höcker, die bei *Enhydris* und *Distira* schwach angedeutet sind. Auch die Erdschlangen, die infolge grabender Lebensweise sich in einem relativ feuchten Medium befinden, lassen ebenfalls eine niedrige Höckerstruktur wahrnehmen.

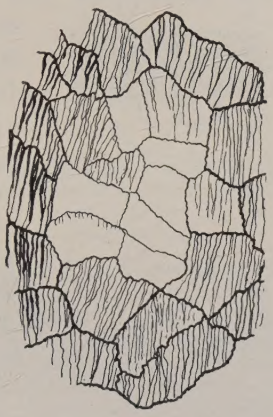


Abb. 1. *Vipera ammodytes*. Oberhäutchenzellen über dem Tastfleck einer Rückenschuppe. Pikrinsäure. 575×.

Entgegen der Meinung von Maurer (1895) konnte ich über den Sinnesorganen auf Kopf- und Rumpfschuppen aller Schlangen Oberhäutchenzellen feststellen, wie die Abb. 1 von einem sogenannten hellen Fleck (Leydig, 1872, 1873; Maurer, 1895) von *Vipera ammodytes* beweist. Nach Leydig verliert die Cuticula über dem Tastfleck ihre Skulptur. Die Oberhäutchenzellen haben nur insofern eine Umwandlung erfahren, als die Strukturen mehr und mehr abnehmen, um in der Mitte des hellen Flecks fast nicht mehr sichtbar zu sein. So wird erreicht, daß die Reizaufnahmefähigkeit des Tastflecks nicht behindert ist.

In dem folgenden Abschnitt will ich auf die Struktur der Oberhäutchenzellen, wie sie sich auf der Schuppenoberseite zeigt, eingehen.

Leydig teilt sie ein in Längs- und Querleisten. Kerbert (1877) sieht in den Querleisten Zellgrenzen und hält die Längsleisten für örtliche Erhebungen des Zellkörpers, die regelmäßig in Linien angeordnet sind. Lange (1931) hält die Deutung der Längsleisten für unsicher und glaubt, daß sie bei Rückenschuppen und Bauchschienen nicht einheitlich zu erklären ist durch die sehr geringe Entfernung der Leisten bei den Bauchschienen. Auch wieweit „die Längsskulptur mit der Strichelung der Querskulptur zusammenhängt, ist nicht zu sagen", „eine endgültige befriedigende Erklärung der als Skulpturen benannten Bildungen ist also zur Zeit noch nicht zu geben".

Durch meine Untersuchungen glaube ich, eine Deutung dafür geben zu können. Die Längsleisten bei Vipern und Nattern entstehen auf der Oberfläche gestreckter Zellen, die aus den polygonalen Oberhäutchenzellen des Schuppenwinkels hervorgehen (Abb. 2), wobei die Zellränder eine mehr und mehr hervortretende zackige Beschaffenheit aufweisen. Zur Schuppenmitte hin nun differenzieren sich stärkere Zacken heraus, die sich in Reihen hintereinander anordnen und über die Zellfläche als Borsten hervorspringen (Abb. 3). Im Endstadium sind fast alle Zacken zu Borstenreihen geworden. Die Spitzen einer Leiste schließen dicht aneinander und verschmelzen oft zum Schuppenrande hin. Die Längsleisten, die also Erhebungen der Zellfläche sind, können auch von mehreren Borstenreihen gebildet werden, von denen die mittelsten Zacken die stärksten sind. Die Grenzen der quer zur Schuppenachse gestreckten Zellen konnte ich bei allen von mir untersuchten Strukturen erkennen.

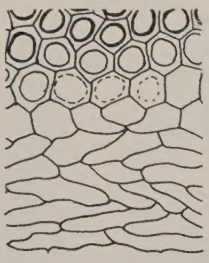


Abb. 2. *Crotalus cerastes.* Schuppenwinkel einer Bauchschiene. Übergang der polygonalen Oberhäutchenzellen in die gestreckte Form. Ungefärbt. 400×.

Auf der Bauchschiene rücken die Leisten auf äußerst geringe Entfernungen, bis auf ungefähr 2,5 Mikra, zusammen (Lange). Sie entstehen als Borstenreihen langgestreckter Zellen ebenso wie in der Rückenschuppe. Zellgrenzen ließen sich nach einiger Mühe auch hier nachweisen (Abb. 4 b).

Die Oberhäutchenzellen einer eben geschlüpften Ringelnatter habe ich in Abb. 4 a wiedergegeben. Bei Bauchschienen und Rückenschuppen sind sie völlig gleich gestaltet zum Unterschied vom erwachsenen Tier. Die Zellen bei der jungen *Tropidonotus*, die noch kurz vor der ersten Häutung steht, zeichnen sich durch enorme Größe aus. Zum Vergleich habe ich die Oberhäutchenzellen einer er-

wachsenen Schlange ebenfalls dargestellt (Abb. 4 b). Die Zellgrenzen erscheinen noch nicht als Zacken, sondern als wallartige, gefaltete Erhebungen, die, zarter werdend, sich über die Zellfläche ausbreiten. Diese Strukturen des jungen Tieres sind auf der Bauchschiene genau so, nur etwas kräftiger. Borstenreihen, also Längsleisten, werden nicht entwickelt. Der Übergang von dieser Schuppenskulptur zur

Abb. 3. *Psammophis sibilans.* Oberhäutchenzellen von der Wurzel einer Rückenschuppe. a, b, c zeigen die Herausbildung der Borstenreihen (Längsskulptur). Pikrinsäure. 1850×.

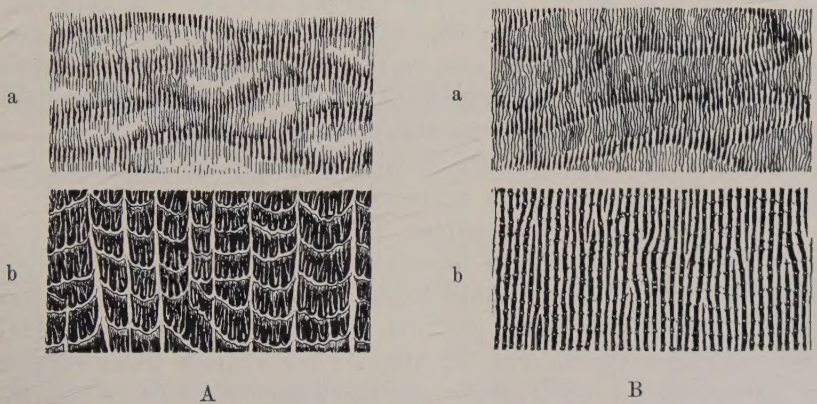


Abb. 4. *Tropidonotus natrix.* A Oberhäutchen von der Rückenschuppe. a eines jungen, noch vor der ersten Häutung stehenden Tieres. b eines erwachsenen Tieres. B Oberhäutchen von der Bauchschiene. Erklärung wie bei A. Ungefärbt. 525×.

definitiven müßte nun bei jeder folgenden Häutung ganz allmählich vor sich gehen. Das ist aber nicht der Fall! Das Oberhäutchen, das nach der ersten Häutung zum Vorschein kommt, besitzt Zellen, die vollkommen denen des erwachsenen Tieres ähnlich sind. Die Borstenreihen sind jetzt vorhanden, und außerdem haben auch Bauchschiene und Rückenschuppe ihre unterschiedliche Oberhäutchen-

struktur. Das, was allein auf ein jüngeres Lebensalter hinweist, ist die noch etwas größere und breitere Gestalt der Oberhäutchenzellen. Jetzt erst findet eine allmähliche Angleichung der Borstenreihen vom jungen zum erwachsenen Tier statt.

Kerbert (1877) beschreibt bei einer geschlüpften *Tropidonotus natrix* auf der freien Schuppenoberfläche polygonale Zellen, die genau so gestaltet sind wie auf der Bauchschiene und eine feine Streifung auf ihrer Oberfläche aufweisen. In der Zeichnung, die Kerbert beigibt, hat diese Streifung den gleichen Verlauf, wie ich sie als die Zellgrenzen beim jungen Tier dargestellt habe. Die zu diesen Streifen gehörenden Zellen sind nach meinen Abbildungen also nicht polygonal; offenbar hat Kerbert mit den Oberhäutchenzellen die polygonalen Zellen der darunter liegenden Hornschicht verwechselt. Daß Kerbert auch von *Vipera berus* solche Zellen mit der feinen Streifung abbildet, bestätigt meine Annahme, daß bei allen frisch geborenen Tieren das Oberhäutchen ziemlich die gleiche Struktur haben muß, wobei die Oberhäutchenstruktur aller Schlangenfamilien vor und nach der ersten Häutung eine sprunghafte Wendung hat durchmachen müssen.

Leydig (1873) weist auf die Bedeutung der Skulptur der Schlangenschuppe für die Systematik eindringlich hin, und in neuerer Zeit haben sich einige andere Untersucher damit beschäftigt (Picado, 1931; Holtzinger-Tenever, 1935).

Bei der Durchsicht der verschiedenen Natternhemden und Hornschichten, die zu meiner Verfügung standen, fiel mir folgendes auf: 1. Die Oberhäutchenstruktur ist für jede Schlangenart charakteristisch; 2. die Strukturen der Vertreter je einer Familie weisen untereinander immer eine größere Ähnlichkeit auf als zu Vertretern anderer Familien. Das soll jetzt dargestellt werden.

Zunächst will ich eine Übersicht über die Form der Oberhäutchenzellen bei den einzelnen Schlangenfamilien geben.

Die Typhlopidae, Glauconiidae, Ilysiidae, Uropeltidae, die sich durch grabende Lebensweise auszeichnen, besitzen eine Oberhäutchenskulptur, die keine Längsleisten aufweist. Bei Bauch- und Rückenschuppen ist sie von gleicher Gestalt. Das ist, um es hier schon vorwegzunehmen, von Wichtigkeit für spätere Erörterungen. Die großen Zellen bei *Typhlops mucroso* weisen zahnartige Gebilde auf, deren Spitzen zur Schuppenwurzel hin gerichtet sind. Einige Zähnchen sind aus ihren Höhlungen ausgefallen. *Glauconia signata* (Abb. 5) läßt einfach gebaute Zellen erkennen, die bei den Ilysiiden, *Cylindrophis rufus* und *Ilysia scytale*, zur Querachse der Schuppe beträchtlich verbreitert werden und auf diese Weise eine langgestreckte, schmale Form erlangen. Ihre Ränder sind mit kurzen Börstchen besetzt. Da die Gestalt des Oberhäutchens von *Rhinophis blythii* mit den Zellen von *Python molurus* Ähnlichkeit hat (Abb. 12), gebe ich keine Abbildung bei. Auf der Schuppenunterseite finden sich bei

Typhlops und *Ilysia* gestreckte Zellen mit knötchenartigen Erhebungen an den Grenzen.

Die Boiden weisen Zellformen auf, wie ich sie in den Abb. 6—11 dargestellt habe. Längsleisten sind selten. Bei *Eryx jaculus* und *Eunectes murinus* haben Bauch- und Rückenschuppen die gleiche Oberhäutchenstruktur. Die Pythoninae, *P. sebae*, *P. spilotes*, lehnen sich mit den schmalen, langgestreckten Zellen an die vorhergehenden Gruppen an, während bei den Boinae die rundliche Zellform überwiegt. Meist sind, wie aus der Abb. 6 zu ersehen ist, die Grenzen durch ineinander greifende Zacken fest verzahnt, oder die in der Längsachse gestreckten Zellen bilden ähnlich einen festen Verband.

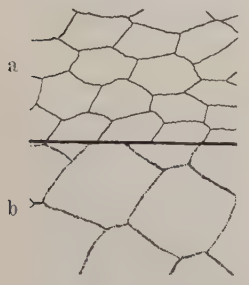


Abb. 5. *Glauconia signata*. Oberhäutchenstruktur. a von der Oberseite. b von der Unterseite einer Rückenschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

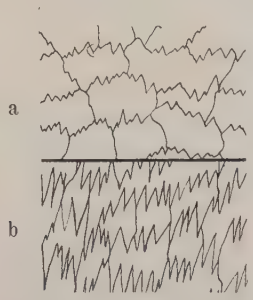


Abb. 6. *Epicrates cenchris*. Oberhäutchenstruktur. a von einer Rückenschuppe. b von einer Bauchschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

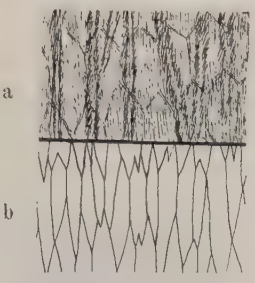


Abb. 7. *Corallus hortulanus*. Oberhäutchenstruktur. a von einer Rückenschuppe. b von einer Bauchschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

Bei *Boa* und *Corallus* zeigen die Zellen auf den Rückenschuppen feine regelmäßige Riefen. Außerdem entstehen bei diesen noch stumpfe Längsleisten, die bei *Boa* am Schuppenende ebenfalls angedeutet sind. Im Schuppenwinkel fand ich bei allen diesen Formen die in der Querachse gestreckten Zellen. Bei *Eryx* und *Lichanura trivirgata*, deren Oberhäutchenzellen gerade entgegengesetzt, in Längsrichtung der Schuppe ausgezogen sind, konnte ich an der Basis auch erst die anderen Zellformen wahrnehmen, die in rundliche Gestalt übergehen und sich schließlich in der Längsachse der Zelle verlängern.

Die Colubriden zeichnen sich durch das Vorhandensein der aus den Borstenreihen entstandenen Längs- und Querleisten aus. Die Oberhäutchenstrukturen weisen bei allen Arten eine große Mannigfaltigkeit auf. Einige Beispiele gebe ich in den Abb. 13—15 wieder.

Es ist aber unmöglich, auf alle Einzelheiten einzugehen. Einen Unterschied bei den Borstenreihen zwischen aglyphen, opisthoglyphen und proteroglyphen Nattern konnte ich nicht entdecken. *Dryophis prasinus* soll aber noch genannt werden, weil die Längsleisten auf der Rückenschuppe anders entstehen als üblich. Die Grenzen der gedrungenen Zellen, deren Oberfläche mit kurzen Börstchen besetzt

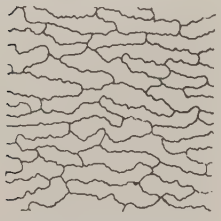


Abb. 8. *Eunectes murinus.* Oberhäutchenstruktur von einer Seitenschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

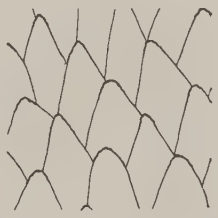


Abb. 10. *Eryx jaculus.* Oberhäutchenstruktur von einer Rückenschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

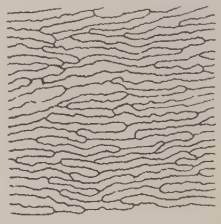


Abb. 12. *Python molurus.* Oberhäutchenstruktur von einer Seitenschuppe. Ungefärbt. 575×.

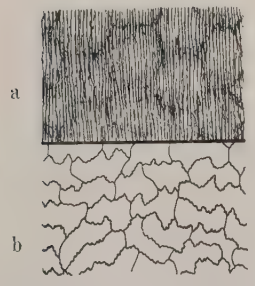


Abb. 9. *Boa constrictor.* Oberhäutchenstruktur. a von einer Rückenschuppe. b von einer Bauchschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

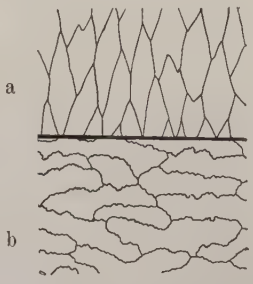


Abb. 11. *Lichanura trivirgata.* Oberhäutchenstruktur. a von einer Rückenschuppe. b von einer Bauchschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

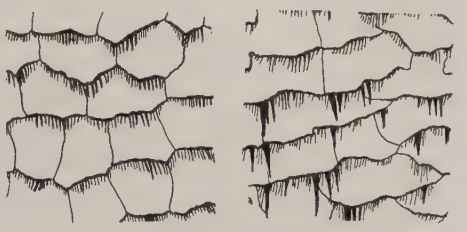
Abb. 13. *Zamenis gemonensis.* Oberhäutchen einer Rückenschuppe. Ungefärbt. 1850×.

ist, sind glatt. Die kurzen Leisten sind längliche Erhebungen der Zellfläche, also keine typischen Borstenreihen der Bauchschiene. Die Oberhäutchenzellen von *Sepedon* (Abb. 15) schließen sich an die von *Dryophis* an. Die Zellen mit den scharf hervortretenden Rändern sind allerdings schmaler und gestreckter. Die Leisten werden auch durch längliche Erhebungen der Zellfläche gebildet.

Die Längsskulpturen auf den Bauchschienen können ebenfalls verschiedene Gestalt annehmen, doch bleiben sie stets einfacher als auf den Rückenschuppen (Abb. 4, 15).

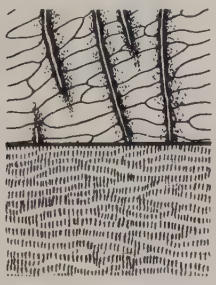
Die Hydrophinae (Abb. 16, 17) haben die Leisten wieder verloren. Die Borsten sind bis auf wenige, ein bis zwei bei *Distira* und *Enhydris*, zurückgebildet. Auch die Gestalt der Zellen ist rundlich geworden und auf Bauch- und Rückenschuppen gleich. *Platurus colubrinus* vermittelt zwischen diesen Gruppen und den übrigen Nattern. Die Mittelstellung dieser Seeschlange kommt im histolo-

Abb. 14. *Psammophis sibilans.* Oberhäutchen einer Rückenschuppe. Ungefärbt. 1850×.



a b

Abb. 16. *Platurus colubrinus.* Oberhäutchen. a einer Rückenschuppe. b einer Bauchschiene. Ungefärbt. 1090×.



a

b

Abb. 15. *Sepedon haemachates.* Oberhäutchen. a einer Rückenschuppe. b einer Bauchschiene. Ungefärbt. 575×.

Abb. 17. *Enhydris hardwickii.* Oberhäutchen einer Rückenschuppe. Ungefärbt. 575×.

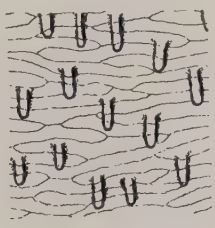


Abb. 18. *Causus rhombeatus.* Oberhäutchen von einer Rückenschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

gischen Bild ebenfalls zum Ausdruck, wie in späteren Abschnitten noch erläutert wird.

Innerhalb der Familie der Viperidae lassen sich bei den Viperinae 2 Gruppen von Oberhäutchenzellen unterscheiden. Einmal *Causus rhombeatus* und die Gattung *Vipera* mit ihren langgestreckten Zellen (Abb. 18, 19) und den mehr oder weniger ausgeprägten Längs- und Querskulpturen, die sich an die Nattern, besonders einige Proteroglyphen (*Diemenia textilis*, *Denisonia superba*) anschließen. *Causus* bildet eine Parallele zu *Dryophis* und *Sepedon*, doch mit sehr zarten

Zellgrenzen. Die 2. Abteilung, zu der *Bitis*, *Cerastes* und *Echis* (Abb. 20) gehören, besitzt keine der besprochenen Oberhäutchenstrukturen. Sie zeigt das gleiche Strukturbild wie die Crotalinae. Längs- und Querleisten sind verschwunden. Die bekannten langgestreckten Zellen befinden sich nur noch auf den Bauchschienen. In der Mitte der rundlich polygonalen Oberhäutchenzellen der Rückenschuppen finden sich Erhebungen, die bei den einzelnen Arten in ihrem Aussehen verschieden sind. Bei der Gattung *Crotalus* (Abb. 21) können die fünf- bis sechseckigen Zellen, deren Erhebungen bei *C. atrox* und *C. terrificus* sehr niedrig sind, noch mit kurzen Börstchen regelmäßig besetzt sein. Die Zellen verlängern sich bei anderen Schlangen aber auch in der Längsrichtung und tragen dann längliche Erhebungen, wie ich es in Abb. 23 dargestellt habe. Ähnlich

Abb. 19. *Vipera ammodytes*. Oberhäutchen von einer Rückenschuppe. Ungefärbt. 1850×.

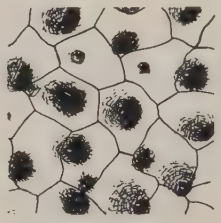


Abb. 20. *Echis carinata*. Oberhäutchen von einer Rückenschuppe. Ungefärbt. 575×.

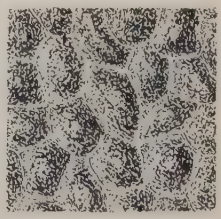


Abb. 21. *Crotalus horridus*. Oberhäutchen von einer Rückenschuppe. Ungefärbt. 575×.

ist es bei *Ancistrodon piscivorus*. Eine interessante Oberhäutchenstruktur weist *Trimeresurus wagleri* (Abb. 22) auf, die sich von ihren Verwandten beträchtlich unterscheidet. Außer der hügeligen Erhebung bildet die polygonale Zelle kleine längliche Wälle, die immer bis zu den Zellgrenzen reichen. Bei der Bauchschiene entstehen die Längsleisten aus diesen länglichen Erhebungen der polygonalen Zellen, nicht also aus den gestreckten Zellen wie bei den Schienen anderer Tiere.

Ich bin aus dem Grunde besonders genau auf die Gestalt der Oberhäutchenzellen eingegangen, weil ich einige Sätze aus den Beschreibungen von Holtzinger-Tenever (1935) richtig stellen will. Dieser Verfasser hat mit Hilfe von Lichtbildern ungenaue Darstellungen gegeben. Für die zarten Zellgrenzen des Oberhäutchens gerade bei Riesenschlangen ist diese Untersuchungsmethode denkbar ungeeignet, wie seine Wiedergabe eines Wabenmusters von sechseckigen Zellen bei *Python sebae* und *P. molurus* beweist. Es handelt sich hier nämlich in Wirklichkeit um zarte schmale, quer zur Schuppenachse gestreckte Zellen. Die darunterliegenden polygonalen Zellen des Stratum corneum haben durch ihre kräftigen Zellumrisse das Oberhäutchen bei dem Lichtbild unsichtbar gemacht. Bei den Colubridae und

Viperidae ist Holtzinger-Tenever ebenfalls nicht die wahre Natur der Zellen bekannt geworden.

Aus den Befunden über die Gestalt der Oberhäutchenzellen bei den Schlangenfamilien läßt sich nun folgendes schließen:

Eine einfache Zellstruktur zeigen die grabenden und Riesenschlangen, die auch im System an 1. Stelle stehen. *Corallus* und *Boa* machen einen Anfang in der Bildung von Längsleisten. Bei den Nattern endlich tritt der Höhepunkt in der Ausprägung von Borstenreihen ein, und es kommt bei ihnen zu einem großen Reichtum von verschiedensten Längs- und Querleistenformen. Die Hydrophidae sind eine reduzierte Gruppe der Proteroglyphen, und so vereinfachen sich auch wieder die Oberhäutchenzellen und werden denen der primitiven Schlangen ähnlich. Das Leistenprinzip wird schließlich bei der phylogenetisch wohl jüngsten Familie der Solenoglypha aufgegeben, und es wird die Schuppenstruktur auf andere Weise gebildet.

Abb. 22. *Trimeresurus wagleri*. Oberhäutchen. a einer Rückenschuppe. b einer Bauchschiene. Pikrinsäure. 575×.

Bauchschienen, Schuppenbasis und -unterseite von Nattern und *Vipera*-Arten weisen einfachere Verhältnisse auf und lehnen sich an die Zellformen der primitiven Ophidier an. Bei *Crotalus* und Verwandten werden in der Schuppenbasis keine quer zur Achse gestreckten Zellen mehr gebildet, und Bauchschiene und Rückenschuppe sind sehr voneinander verschieden.

Abb. 23. *Lachesis atrox*. Oberhäutchen von einer Rückenschuppe. Pikrinsäure. 575×.

Es läßt sich also eine kontinuierliche Reihe aufstellen, in der die Struktur der Oberhäutchenzellen von den primitiven Schlangen über die Nattern bis zur phylogenetisch jüngsten Gruppe der Solenoglyphen immer komplizierter wird. Ich möchte in diesem Zusammenhang noch darauf hinweisen, daß auch Schädel, Lunge und Penis der Schlangen in Bau und Differenzierung eine Reihe aufweisen von den Boiden über die Colubriden zu den Viperiden.

Es liegt nahe zu glauben, daß bei den Eidechsen die Oberhäutchenstruktur in gleicher Weise umgebildet sei wie bei den Schlangen. Daraufhin unterzog ich auch die Oberhäutchenzellen verschiedener Lacertilier einer genauen Bearbeitung.

Die Schuppenstruktur, die im allgemeinen an Rücken und Bauch gleich ist, läßt sich nach der Gestalt der Zellen in 2 Gruppen unterteilen. Die eine Abteilung (Abb. 24, 25) ist gekennzeichnet durch längs und quer zur Schuppenachse gestreckte schmale Zellen mit etwas übergreifenden Rändern. Die Zellform ist die gleiche wie bei einigen primitiven Schlangen. Längsleisten als Borstenreihen fand ich hier nur ausgebildet am äußeren Rande der Rückenschuppen von *Tiliqua nigrolutea*. Wie auch in der Zeichnung angegeben ist, konnte ich sehr deutlich die einzelnen Spitzen der Borsten erkennen. Die Bauchschuppen besitzen einfache langgestreckte Zellen, wie ebenfalls alle Schuppen von *Trachysaurus rugosus* und *Chalcides ocellata* und die den Scincoiden nahestehende *Voeltzkowia mira* (W. J. Schmidt, 1909, 10). In diese Gruppe gehören außerdem *Varanus* und die Gattung *Lacerta*, sowie *Anguis fragilis*. Bei den Rückenschuppen von *Anguis fragilis* (Abb. 24) und von *Dracaena guianensis* werden niedrige Längsleisten durch wallartige Erhebungen eines Teils der Zelloberfläche gebildet. *Amphisbaena alba* führt zur zweiten Gruppe hin, deren Oberhäutchen durch polygonale Zellen charakterisiert sind. Bei *Heloderma suspectum* sind diese noch unregelmäßig gestaltet, während sie bei den übrigen (*Uromastix*, *Agama*, *Iguana*) ein schön polygonales Aussehen haben mit glatter oder etwas gewölbter Oberfläche. *Laemanctus serratus* weist Zellen auf, deren Grenzen erhaben sind, während das Zellinnere eingesunken ist. Ähnliches, nur weniger ausgeprägt, fand ich bei *Zonurus cordilus* und *Chamaeleon dilepis*. Auch bei Geckonen (W. J. Schmidt, 1912, Kerbert, 1877) sind die Zellen polygonal. Es unterscheiden sich die Arten einer Gattung nur sehr wenig oder gar nicht voneinander. So untersuchte ich das Oberhäutchen von *Lacerta agilis*, *L. muralis*, *L. viridis* und *L. vivipara*.

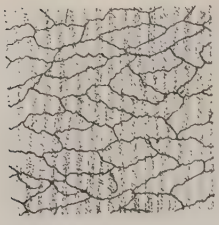


Abb. 24. *Anguis fragilis*. Oberhäutchen von einer Rückenschuppe. Pikrinsäure, Methylenblau. 575×.

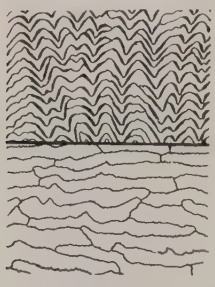


Abb. 25. *Tiliqua nigrolutea*. Oberhäutchen. a einer Rückenschuppe. b einer Bauchschuppe. Pikrinsäure. 810×.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Familien der Lacertilia sind also nicht so groß wie bei den Ophidia. Ebenso bleibt die Mannigfaltigkeit der Oberhäutchenskulptur weit hinter der der Schlangen zurück.

B. Stratum corneum; Verhornung.

Das Stratum corneum wird in der Epidermis einiger primitiver Schlangen auf ganz andere Weise gebildet, als bis jetzt bekannt ist, und so will ich zunächst deren Oberhaut beschreiben.

Abb. 26 gibt den Bau der Lippenhaut von *Rhinophis blythii* wieder. Auffallend sind hier besonders große Zellen, die sich durch netzförmige Plasmastrukturen von den übrigen unterscheiden. Diese

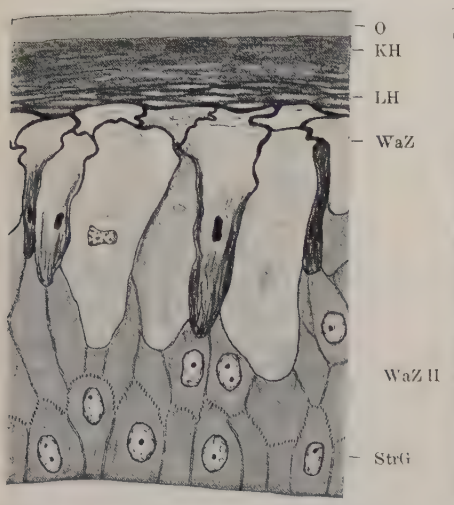


Abb. 26. *Rhinophis blythii.* Epidermis der Unterlippe, längs. Alkohol. Eisenhämatoxylin-Orange G. 1535×. *O* Oberhäutchen. *KH* feste Hornschicht. *LH* lockere Hornschicht. *WaZ* wabige Zellen. *StrG* Stratum profundum.

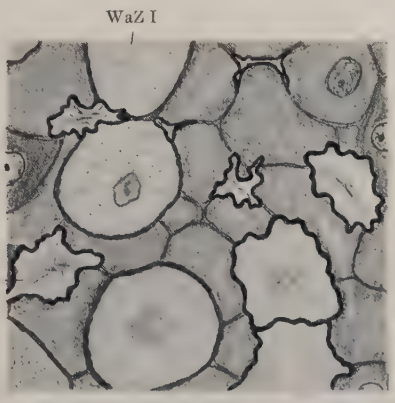


Abb. 27. *Rhinophis blythii.* Epidermis der Unterlippe, Fläche. Alkohol, Azan. 1750×. *WaZ I* wabige Zellen noch unverhornt. *WaZ II* dieselben verhornt und sternförmig zusammengedrückt.

Zellen gehen nun in Verhornung über, während das Plasma sich zu Längsfasern differenziert und der Kern sich seitlich zusammenpreßt. Dabei werden ihre Seiten von den noch nicht verhornten Zellen sternförmig eingedrückt (Abb. 27), und schließlich werden sie von jüngeren Zellen gegen das Stratum corneum geschoben. Der obere Teil dieser Zellen erhält seinen wabigen straffen Bau etwas länger als der untere. Schließlich geht die Zelle vollkommen in die lockere Hornschicht über, deren Spalten sie bildet. Verhornte und noch unverhornte Zellen zeigen außer dem Kern mit großer Regelmäßigkeit in dem der Hornschicht zunächst liegenden Abschnitt ein „Loch", das wohl das Negativ eines Endkolbens (Jaburek, 1927) darstellt.

Die Epidermis der Rücken- und Bauchschuppen weist dagegen diese besonders großen Zellen nicht auf.

Baumeister (1908) erwähnt in der Kopfhaut von *Rhinophis trevelyanus* ein Stratum intermedium, dessen obere säulenartige Zellen eine „Art von Gewölbekonstruktion" bilden. Es ist aber offenbar die gleiche Zellenart gemeint, die ich beschrieben habe.

Dieselben durch Größe und Bau von den übrigen ausgezeichneten Zellen fand ich in der Mundhöhle aller anderen Schlangen, Nattern und Vipern und zwar dort, wo die äußere Lippenhaut in die Schleimhaut übergeht, wie ich auf Schnitten durch den Unterkiefer von *Distira* sehen konnte. Die Verhornung dieser wabigen Zellen (Abb. 28) geschieht in ähnlicher Weise, wie ich es bei *Rinophis* erläutert habe. Sie schrumpfen aber dabei nicht so stark ein und erscheinen im Flächenbild polygonal. Das zuerst grobe Netz der Plasmafasern wird immer zarter und verhornt unter gleichzeitiger Auflösung des Kerns in viele kleine, stark lichtbrechende Körnchen. Der obere Teil der Zellen ist nicht besonders differenziert, und die vollständig verhornte Zelle wird als eine einheitliche Masse in die Hornschicht aufgenommen. Negative von Endkolben konnte ich nicht entdecken.

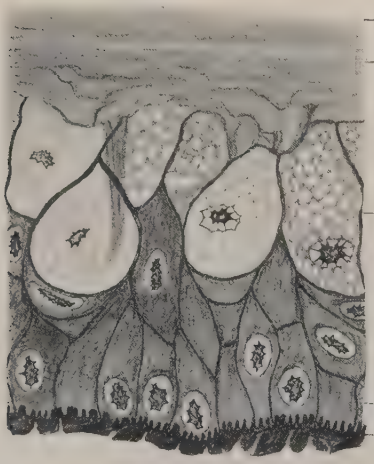


Abb. 28. *Zamenis gemonensis.* Epidermis der Oberlippe, Innenrand, längs. Bouin, Azan. 1750×. *O* Oberhäutchen. *KH* feste Hornschicht. *WaZ* wabige Zellen. *StrG* Stratum profundum. *K* Korium.

Ähnliche Zellen mit wabigen Plasmafasern erwähnt M. Ros (1935) in den Lippengruben von *Python* und setzt sie in Beziehung zum Häutungsprozeß.

Bei *Typhlops mucroso* bilden diese netzförmigen Zellen eine Anhäufung an der Basis jeder Schuppe, der Lippengegend, wie auch von Rücken, Bauch und Schwanz. Zu den Schuppenseiten hin wird der Zellhaufen dünner und verschwindet. Das Wabenwerk des Plasmas bildet sich zu annähernd parallel verlaufenden, kräftigen Plasmafasern um (Abb. 29), die verhornen, während die Zellwände noch zart bleiben. Der Kern geht ebenfalls unter Schrumpfung in Verhornung über. Schließlich wird die verhornte Zelle gegen die hier

sehr dünne Hornschicht gedrängt. Haas (1932), der diese Zellen bei *Typhlops braminus* findet, hält die Fasern für ein Sekret und die wabigen Zellen selbst für Drüsen. Diese Deutung ist natürlich unmöglich, da sich gezeigt hat, daß die starken Fasern verhornte Plasmafibrillen von Zellen sind.

Abb. 29. *Typhlops mucroso.* Epidermis durch die Basis einer Rückenschuppe, längs, Alkohol, Eisenhämatoxylin-Orange G. 1750×. *O* Oberhäutchen. *KH* feste Hornschicht. *HF* Hornfasern. *WaZ* wabige Zellen. Übergänge zu den verhornten Zellen. *StrG* Stratum profundum.

Die Epidermis von *Ilysia scytale* weist ebenfalls wabige Zellen auf, die allerdings viel kleiner als die eben beschriebenen sind, doch auch sie verhornen unter Ausbildung paralleler Plasmafasern. Die Hornschicht der Lippen- und Schwanzgegend weist nun gegenüber Rücken und Bauch einige Eigentümlichkeiten im Bau auf. Wie aus der Abb. 30 zu ersehen ist, folgt auf die dünne Hornschicht eine Lage hoher, vollkommen verhornter Zellen mit zartwabigem Plasmanetz, die bei Flächenansicht polygonale Gestalt haben. Kerne oder andere Einschlüsse konnte ich nicht feststellen. An diese eigenartigen Zellen setzt sich erst das eigentliche Stratum corneum an, so daß diese Zellen also mitten in der Hornschicht liegen.

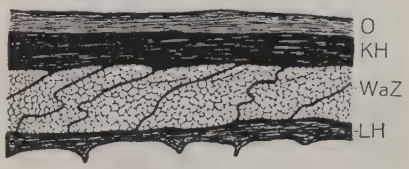


Abb. 30. *Ilysia scytale.* Hornschicht der Oberlippe, längs. Eisenhämatoxylin. 1535×. *O* Oberhäutchen. *KH* feste Hornschicht. *WaZ* Wabenzellen. *lH* lockere Hornschicht.

Auch bei *Cylindrophis rufus* sind die wabigen Zellen nachzuweisen. Sie ziehen, nur etwas größer als die Basalzellen, in einer Reihe oberhalb des Stratum profundum entlang. Jede Zelle besitzt 1 oder 2 Negative von degenerierenden Endkolben. Die Verhornung dieser Zellen findet in gleicher Weise statt, wie ich es bei Typhlops beschrieben habe. Diese besonderen Zellen fanden sich auch an Rücken- und Bauchschuppen der anderen Grabschlangen.

In den Abb. 31—33 gebe ich Wachstumsperioden der Schlangenepidermis wieder. Es zeigt sich, daß die wabigen Zellen auch in der Bauch- und Rückenhaut von Riesenschlangen, Nattern und Vipern auftreten und eine besondere Bedeutung haben müssen. Auf der Schuppenoberfläche sind diese Zellen, deren Plasma meist streifig differenziert ist, gut ausgebildet, in 2—3 Lagen, während sie im Schuppenwinkel als kleine schmale Zellen die Höcker überziehen. Schon wenn die Schlange das alte Hornhemd abstreift, sind die Zellen über dem Stratum profundum zu finden, und auf sie folgen dann die faserige, aufblätternde, lockere und endlich die feste Hornschicht (Abb. 31). Bei dem weiteren Wachstum der Oberhaut gehen die Wabenzellen, die W. J. Schmidt

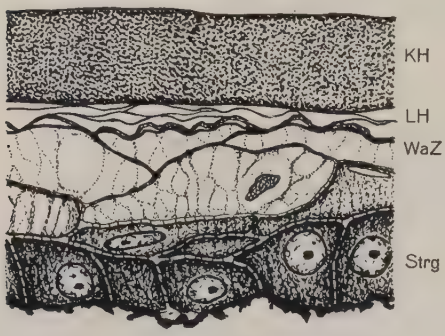


Abb. 31. *Tropidonotus natrix.* Epidermis der Bauchschiene, längs. 11 Tage nach der Häutung. Bouin, Azan, 1750 ×. *KH* feste Hornschicht. *lH* lockere Hornschicht. *WaZ* wabige Zellen. *Strg* Stratum profundum.

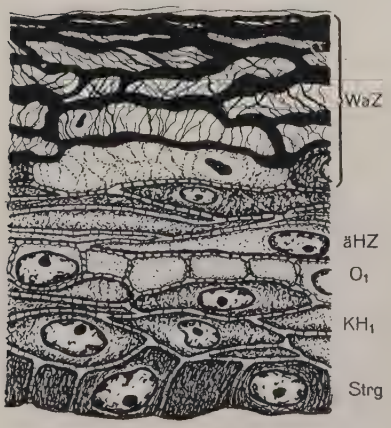


Abb. 32. *Notechis scutatus.* Epidermis der Bauchschiene, längs, Bouin, Azan, 1750×. O_1 eben gebildetes Oberhäutchen der neuen Epidermisgeneration. Übrige Bezeichnung wie Abb. 31.

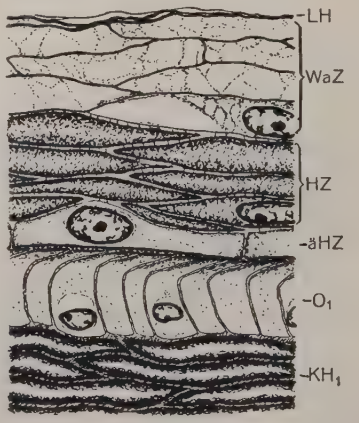


Abb. 33. *Tropidonotus natrix.* Epidermis der Bauchschiene, längs, Bouin, Azan. 1750×. *lH* lockere Hornschicht. *WaZ* Wabenzellen, jetzt nicht mehr verhornt, mit dünner Wand. *HZ* Häutungszellen. *äHZ* äußere Häutungszellen. O_1 neues Oberhäutchen. KH_1 neue feste Hornschicht.

(1914) auch bei *Anguis* findet, ohne ihre weitere Veränderung verfolgen zu können, in Verhornung über und bilden schließlich eine Schicht von 7—8 Lagen. Die Abb. 34 stellt einige dieser verhornten Zellen dar. Die verhornten Plasmafasern verbreitern sich an ihren Enden und bilden auf diese Weise, indem die Verhornung und Verdickung der Fasern weiter fortschreitet, die Hornmembran der Zelle. Der Kern bleibt als geschrumpfte, verhornte Masse immer erhalten. Zur Schuppenspitze hin nimmt die Höhe dieser Schicht ab. Einzelne, noch unverhornte wabige Zellen lassen sich durch Übergänge als Bildungszellen dieser Hornzellen erkennen (Abb. 32). Auf diese Schicht folgt dann die eigentliche Hornschicht. Die Bedeutung und das weitere Schicksal der Hornzellen kann ich nicht angeben. In den nächsten Wachstumsstadien der Haut geht die Bildung dieser Zellen zurück, und sie sind in dieser Ausbildung nicht mehr aufzufinden.

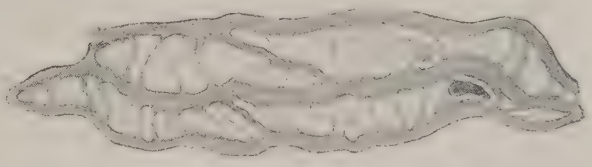


Abb. 34. *Diemenia textilis.* Bauchschiene. Einige in Verhornung übergegangene Wabenzellen. Bouin, Azan. 4000×.

Diese Hornzellen zeigen aber, daß die Verhornung hier ausschließlich an die Plasmafasern gebunden ist, wie das auch für die Vogel- und Säugerhaut (Biedermann, 1926) und für die Eidechsenkrallen (W. J. Schmidt, 1916) festgestellt wird. Während die feste Hornschicht der Reptilienepidermis hauptsächlich aus Zellen gebildet wird, die von der Peripherie her verhornen (Maurer, 1895, W. J. Schmidt, 1910, 1913, 1914), und den Plasmafasern im Zellinnern kaum eine Bedeutung dabei zufällt, so tritt in den eben beschriebenen Zellen eine andere, davon abweichende Art der Verhornung auf.

Es haben sich nun im Stratum profundum neue Zellagen gebildet: nämlich unterhalb der Wabenzellen einige abgeplattete, die späteren Häutungszellen, und ein neues Oberhäutchen aus noch niedrigen, viereckigen, kernhaltigen Zellen, die im Schuppenwinkel sich etwas abplatten. In einem nächsten Stadium (Abb. 33) — das Tier stand 3—4 Tage vor der Häutung — sind plötzlich die streifigen Hornzellen verschwunden. Wohl sind noch 2—3 Lagen Zellen mit zartem, streifigem Plasma unter dem Stratum corneum zu erkennen, aber sie sind nur wenig verhornt. Auf die stark zusammengepreßten Häutungszellen mit spindelförmigem Kern folgen dann die äußeren Häutungs-

zellen (Cartier, 1874; Breyer, 1929), die sich in der charakteristischen Weise dem neuen Oberhäutchen auflegen. Im weiteren Verlauf des Epidermiswachstums werden diese äußeren Häutungszellen zusammengepreßt und bilden als dünner Saum den Abschluß der großen Masse der vakuolenreichen Häutungszellen (Abb. 35), die dem Stratum intermedium gleichzusetzen sind, da sie die Ablösung der alten Hornschicht bewirken.

Keratohyalinkörner konnte ich nicht auffinden, da durch die lange Einwirkung von Eisessig bei der Fixierung der Haut das Keratohyalin gelöst worden ist.

Auf das noch nicht verhornte neue Oberhäutchen folgen nach unten die Zellen der späteren festen Hornschicht, die schon Anfänge der Verhornung an der Peripherie mit dem degenerierenden Kern erkennen lassen. Dann kommen wieder die schmalen unverhornten Zellen der lockeren Hornschicht. Von allen Zellen mit netzförmigen Plasmafasern ist nichts mehr zu sehen; wohl aber kann eine Lage etwas größerer Zellen als deren Vorläufer angesehen werden. Die völlig verhornten Zellen der neuen Hornschicht verschmelzen nun zum festen Stratum corneum und zwar von der Spitze der Schuppe her zur Basis, also nicht gleichmäßig im Bereich der ganzen Schuppe. Dadurch wird die ungedeckte, besonders wichtige Spitze der Bauchschiene eher widerstandsfähig gemacht, was für die Fortbewegung der Schlange natürlich von Vorteil ist. Das Oberhäutchen verhornt etwas später.

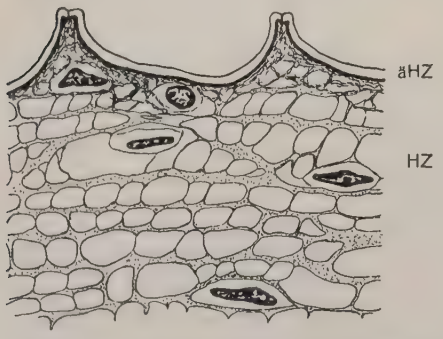


Abb. 35. *Vipera lebetina*. Häutungszellen aus dem Schienenwinkel einer Bauchschiene. *äHZ* äußere Häutungszellen. Bouin, Azan. 1535×.

Die Ablösung der alten Hornschicht erfolgt nun unter Degeneration der Häutungszellen des Stratum intermedium, die besonders im Schuppenwinkel eine beträchtliche Masse bilden und hier auch ein lockereres Aussehen haben als an der Schuppenoberfläche. Dadurch wird die Ablösung der Hornschicht im Schuppenwinkel wesentlich begünstigt. Durch Aufnahme von Wasser quellen die Wände der Häutungszellen stark auf, wobei die Plasmafasern zerreißen und die Kerne ein blasiges Aussehen annehmen. Es bleiben aber trotzdem die äußeren Häutungszellen in festem Verband miteinander.

So geschieht die Abtrennung der alten Hornschicht von der neuen bei den Schlangen also nicht durch Schrumpfung und Loslösen der Zellen voneinander, wie es Breyer (1929) bei den Eidechsen beschreibt.

C. Stratum profundum.

Über die unteren Zellschichten der Epidermis ist nicht viel zu sagen, da ihr Bau schon genügend bekannt ist, und so will ich nur auf einige Tatsachen noch besonders aufmerksam machen.

Zahlreiche Mitosen konnte ich im Stratum profundum völlig ausgewachsener Schlangen (*Distira*, *Coelopeltis*) finden, und zwar lag die Teilungsspindel sehr selten senkrecht, sondern hauptsächlich parallel zur Epidermisoberfläche. Es ist das ein Zustand, der durchaus nicht so selten ist, wie es im allgemeinen angenommen wird (W. J. Schmidt, 1910).

Die Basalzellen sind meist kubisch, mit rundem Kern, doch sind Zylinderzellen mit ovoiden hohen Kernen auch häufig vorhanden, im Gegensatz zu den Angaben von Lange (1931). Ich fand Reihen von solchen Zylinderzellen in der Basalschicht bei *Erythrolampus*, *Platurus*, *Cylindrophis* u. a. In der Lippenhaut von *Glauconia* sah ich sogar an der Spitze der Schuppen kubische Zellen, die zur Basis hin zu hohen Zylinderzellen mit ovoiden Kernen wurden. Die Epidermis der Schlangen ist reich an Endkolben (Jaburek, 1927). Bei den Hydrophinae und den primitiven Grabschlangen besitzt fast jede Zelle einen Endkolben. Bei *Typhlops* mag das, besonders in den Schwanzschuppen, mit der geringen Zahl von Sinnesorganen zusammenhängen. Die Basalzellen sind untereinander durch Zellbrücken verbunden, die bei *Platurus* (Abb. 36) Mittelknötchen erkennen lassen. Die auf die Basalschicht folgenden Zellen des Stratum profundum hängen mit dieser und untereinander ebenfalls durch Brückenkörner zusammen.

Zwischen den Basalzellen liegen zerstreut schmale, hohe Zellen, die sich durch stärkere Färbung auszeichnen (W. J. Schmidt, 1913, 1914, 1921; Lange 1931). Auch in der Schlangenepidermis habe ich diese Zellen gefunden und besonders in der Oberhaut der Lippengegend, bei den Hydrophinae auch auf Rücken und Bauch. Diese mit dunklerem Plasma versehenen Zellen drängen sich zwischen die helleren größeren in gleicher Weise, wie es W. J. Schmidt (1921) an *Emyda granosa* dargestellt hat. Auch Übergänge zwischen beiden Zelltypen sind zu erkennen. In den schmalen Zellen sind die Tonofibrillen besonders stark ausgeprägt. Ich gebe in Abb. 36, 37 die Zellen von der Flächen- und Seitenansicht wieder. Oft legen sich

an ihre zusammengedrückten Kerne Endkolben an. Wird die Oberfläche der Zellen in deutlicher Sehschärfe eingestellt, so werden Bilder erhalten, wie ich in Abb. 38 angebe. Die Größenverhältnisse der beiden Zellarten sind sehr deutlich. Wie zu erkennen ist, besitzen die Zellen an ihrer Oberfläche und bei tieferer Einstellung auch an ihrer Unterfläche ein feines Netzwerk, das sich auch auf

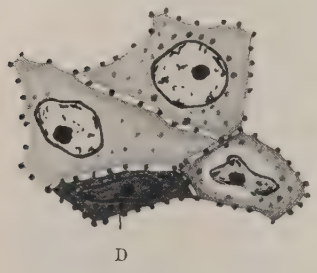


Abb. 36. *Platurus colubrinus.* Zellen aus dem Stratum profundum von der Bauchschiene, Fläche. Alkohol, Eisenhämatoxylin-Orange G. 4000×. *D* Zellen von dunklerer Färbung mit starken Tonofibrillen.

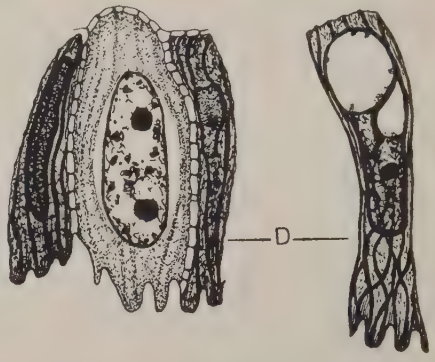


Abb. 37. *Platurus colubrinus.* Die gleichen Zellen wie in Abb. 36 aus der Oberlippe, von der Seite. Alkohol, Eisenhämatoxylin, 4000×, Orange G.

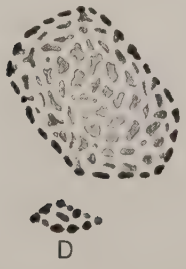


Abb. 38. *Platurus colubrinus.* Die gleichen Zellen wie in Abb. 36 von der Bauchschiene, Aufsicht. Alkohol, Eisenhämatoxylin-Orange G. 4000×.

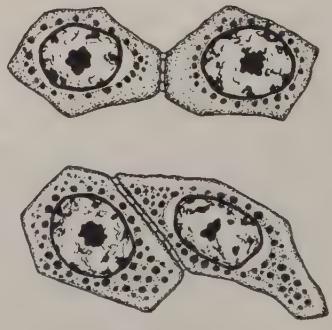


Abb. 39. *Rhinophis blythii.* Zellen aus dem Stratum profundum der Unterlippe, Fläche. Alkohol, Azan. 4000×.

die in die Hornschicht übergehenden Zellen des Stratum profundum überträgt. Die Hornzellen selbst fand ich mit dem gleichen Netzwerk auf ihrer Oberfläche versehen, wie es W. J. SCHMIDT bei *Anguis fragilis* darstellt.

Alle Basalzellen sind mit Tonofibrillen ausgestattet, die senkrecht zur Epidermisoberfläche in leichten Wellen verlaufen. Bei *Rhinophis*

(Abb. 39) fand ich außer dem die Kernhöhle umgreifenden Kranz von starken Tonofibrillen noch viele dort, wo die Zellen Ecken ausgebildet haben, also wohl zur besseren Versteifung.

III. Die Epidermis-Korium-Verbindung.

Die Epidermis-Korium-Grenze wurde eingehend von Krauss (1906) in der Reptilienhaut untersucht. Es sind nach Lange (1931) die Wurzelfüßchen der Basalzellen sehr deutlich bei Crocodiliern, Cheloniern und bei *Hatteria*, „weniger deutlich oder wohl auch überhaupt nicht vorhanden bei den Squamaten".

W. J. Schmidt (1913) fand bei *Uroplatus fimbriatus* hin und wieder Zacken der basalen Epidermiszellen gegen das Korium hin, zwischen denen Bindegewebsfasern enden. Von der Wasserschlange *Acrochordus javanicus* berichtet W. J. Schmidt (1917),

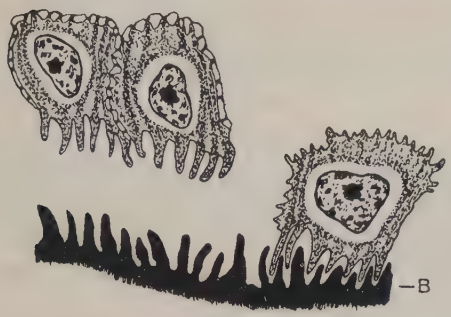


Abb. 40. *Vipera ammodytes.* Zellen aus dem Stratum profundum der Oberlippe, quer. Unterer Teil verzahnt mit der Basalmembran (B). Müllersche Flüssigkeit, Azan. 4000×.

Abb. 41. *Vipera ammodytes.* Oberlippe, Fläche. Grenze von Basalmembran und Stratum profundum. Verzahnung. Müllersche Flüssigkeit, Azan, 4000×.

„daß die basalen Zellen gegen die Cutis zackenartige Ausläufer entsenden, zwischen denen die Fasern der Subepidermis eingreifen"; und ebenso von *Chersydrus granulatus* und *Rhinophis.*

Bei allen von mir untersuchten Arten waren auf Querschnitten durch Schuppen und Bauchschienen gut ausgeprägte Basalfortsätze der Epidermiszellen zu sehen, dagegen nicht auf Längsschnitten. Daher mag es gekommen sein, daß diese Wurzelfüßchen bei den Schlangen kaum aufgefallen sind. Wie Abb. 40 zeigt, gehen die Basalzellen in Fortsätze über, die in ebensolche Einbuchtungen des Koriums hineinragen. Durch Fixierung in Müllerscher Flüssigkeit haben sich die Zellen z. T. von ihrer Unterlage abgehoben. Das ist auch ein Beweis dafür, daß die Koriumfasern nicht kontinuierlich in Bestandteile der Epidermiszellen übergehen, wie es ebenfalls W. J. Schmidt (1913) gegen Krauss (1906) angibt. Die Plasmafasern der Basalzellen gehen in die Wurzelfüßchen hinein.

Auf Flachschnitten, Abb. 41, nun zeigt es sich, daß diese Zellfortsätze keine Zacken sind, sondern kleine Leisten, die annähernd parallel untereinander und zur Schuppen- bzw. Schienenachse verlaufen. In dem Präparat ist der Zusammenhang der Epidermiszellen etwas gelockert, so daß die Zellgrenzen sehr deutlich sind. In die Grübchen der Basalzellen gehen die vorspringenden Leistchen der kollagenen Basalmembran hinein, die unterhalb der Epidermis verläuft. Besonders deutlich ist die Basalmembran bei *Dryophis mycterícans*, da hier die Subepidermis durch größere Zellen aufgelockert wird. In den Schuppenwinkeln sind die Wurzelfüßchen sehr niedrig. Auf der Schuppen- und Bauchschienenoberfläche nehmen die Basalfortsätze an Länge zu. Sie sind ebenfalls an der Grenze von Mundschleimhaut und äußerer Schuppenoberfläche des Kopfes deutlich vorhanden (Abb. 28). Dieses Leistensystem an der Grenze

Abb. 42. *Diemenia textilis*. Längsschnitt durch die Epidermisspitze der Bauchschiene. Sublimat-Alkohol, Azan. 1535 ×. *H* Hornschicht. *E* Epidermis mit großen Interzellularen in der Mitte der Spitze. *K* Korium.

von Epidermis und Korium fand ich auf Kopf und Rumpf von Vertretern aller Schlangenfamilien.

Es ist von der Haut der Säugetiere bekannt, daß an besonders beanspruchten Stellen stärkere Epidermisleisten in das Korium hineinragen. Bei der Schlangenhaut habe ich Ähnliches gefunden. An der Spitze der Bauchschienen konnte ich in das Korium vorspringende Epithelleisten bemerken, wie Abb. 42 von *Diemenia textilis* wiedergibt. Die Spitzen der Rückenschuppen weisen diese Koriumzapfen nicht auf. Gerade die Schienenspitze wird bei der Bewegung der Schlangen in den Untergrund gestemmt und braucht aus diesem Grunde einen stärkeren Zusammenhalt von Epidermis und Korium. Besonders an den betreffenden Stellen der Bauchschienen von Riesenschlangen und von *Bitis* sah ich diese Koriumleisten gut ausgeprägt.

In der Abbildung fällt außerdem auf die Lage der Kerne in den basalen Epidermiszellen. Auf der Schuppenoberfläche sind sie senkrecht zur Oberfläche aufgestellt, aber zur Spitze hin neigen sie immer mehr in diese Richtung, während zugleich auch an der Unterseite der Schuppe bzw. Schiene die Kerne die gleiche Richtung annehmen.

Die untersuchte Epidermis von *Diemenia textilis* befindet sich in einem Stadium einige Zeit vor der Häutung. Es findet eine starke Vermehrung der Zellen statt, so daß die lange Spitze der Bauchschiene von einer großen Anzahl von Zellen eingenommen wird. Um nun eine gute Ernährung des Zellverbandes zu gewährleisten, der als Nebenfunktion auch die größere Oberfläche zwischen Korium und Epidermis dienen mag, haben sich gerade in der Mitte besonders große Interzellularräume ausgebildet, die ich sonst auf keinem anderen Schnitt durch Bauchschienen so gut beobachten konnte. Die Epidermis der Rückenschuppe desselben Tieres weist keine so starke Zellvermehrung auf, und die Interzellularräume der Spitze sind deshalb auch nicht so groß.

IV. Das Korium.

Die Schichtung der kollagenen Fasern im Korium und in der Subcutis der Reptilienhaut, ist in ihren Hauptzügen klargelegt, so daß ich nicht näher darauf eingehen will, obwohl auf die Verhältnisse in der Schlangenhaut wieder wenig Bezug genommen worden ist. Die Beziehung der Koriumbündel zu den Funktionen, die sie ausüben, soll in einem der folgenden Abschnitte behandelt werden.

A. Blutgefäßnetz.

Das Gefäßnetz in der Haut der Schlangen hat Ficalbi (1888) bei *Zamensis viridiflavus* beschrieben als ein Netz von Arterien und Venen, das von der Anordnung der Schuppen und Bauchschienen abhängig ist. So gibt es auch W. J. Schmidt (1910) bei *Voeltzkowia mira* an. Besonders schön konnte ich diese Anordnung der Blutgefäße bei einem Embryo von *Tropidonotus natrix* und an Flachschnitten durch den Ruderschwanz von *Distira melanocephala* beobachten.

Von diesen Blutgefäßen der Subcutis steigen kleinere zur Schuppenpapille auf und bilden, zu Kapillaren aufgeteilt, weitmaschige Schlingen.

W. J. Schmidt bringt diese Weitmaschigkeit der Blutkapillaren in Verbindung mit dem Fehlen jeglicher Hautatmung und sagt: „Die reiche Versorgung der Haut mit Blut, wie sie bei Amphibien im Zusammenhang mit der Hautatmung besteht, existiert bei Reptilien nicht, deren stark verhornte Epidermis einem Gasaustausch nicht günstig ist."

Aber eine Hautatmung ist bei Schlangen doch vorhanden, eindeutig bei den Wasserschlangen. Ich fand bei den Meeresschlangen *Distira melanocephala* und *Enhydris hardwickii*, die als reine Wasser-

tiere niemals auf das Land gehen, und bei der Süßwasserschlange *Acrochordus javanicus* eine äußerst reichliche Verteilung der Blutkapillaren gerade in der Subepidermis und in den außen liegenden Hautschichten, die bei *Distira melanocephala* so weit gehen kann, daß die Kapillaren in Einbuchtungen der Epidermis zu liegen kommen (Abb. 43). Bei *Acrochordus javanicus* ist die ganze Warzenschuppe noch äußerst reich von Blutkapillaren durchsetzt. Die Hornschicht dieser Tiere ist relativ dünn. Die stärkere Durchblutung der Haut dieser Wasserschlangen ist gegenüber der Blutversorgung der anderen Schlangen sehr offensichtlich (Abb. 44). *Platurus colubrinus* gehört ebenfalls zur Unterfamilie der Hydrophinae, doch in der Lebensweise ist diese Schlange nicht ausschließlich an das Wasser gebunden, in das sie nur nachts zum Beutefang hineingeht. Die Hornschicht

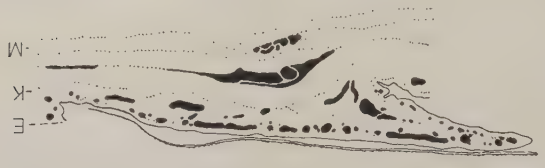


Abb. 43. *Distira melanocephala*. Bauchschiene, längs. Verteilung der Blutgefäße (schwarz). Alkohol, Azan. 83×. *E* Epidermis, *K* Korium. *M* Muskelschicht.

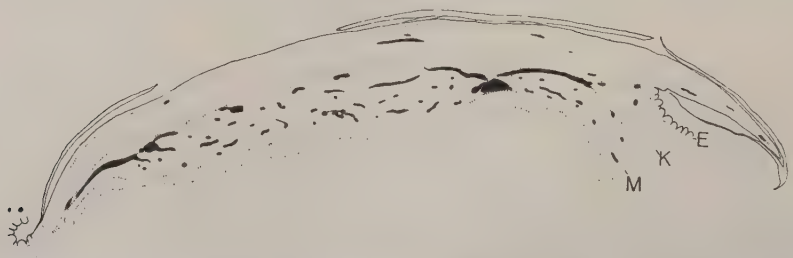


Abb. 44. *Cerastes cornutus*. Bauchschiene, längs. Verteilung der Blutgefäße (schwarz). Sublimat-Alkohol-Eisessig, Hämatoxylin-Erythrosin. 83×. Bezeichnung wie Abb. 43.

der Haut bei diesem Tier ist daher auch ungefähr ebenso dick wie die der Landnattern. Desgleichen sind die Blutkapillaren nicht so zahlreich vorhanden wie bei *Distira*, und sie nähern sich auch nicht so weit der Epidermis. *Cerastes cornutus*, die ich als Vertreterin der Wüstenschlangen abgebildet habe, weist verhältnismäßig wenig Blutgefäße in der Subepidermis auf, nur noch so viele, wie zur Ernährung der Haut unbedingt nötig sind.

Nebenbei kann ich noch bemerken, daß die Muskelschicht der Haut bei *Cerastes* sehr viel stärker durchblutet ist als bei *Platurus* und *Distira*, wie es aus den Abb. 43 u. 44 zu ersehen ist.

Bei allen Landschlangen fällt auf, daß gerade in den Schuppenwinkeln mehr Blutkapillaren zu finden sind als auf der Oberfläche der Schuppen und Bauchschienen. In der Haut derjenigen Schlangen, die eine Vorliebe für das Wasser haben, wie z. B. die Ringelnatter und viele Riesenschlangen, konnte ich zahlreiche Blutgefäße in der Subepidermis bemerken, die, was Häufigkeit und Anordnung betrifft, an die Verhältnisse bei *Platurus* erinnern, niemals aber so viele wie bei den typischen Wasserschlangen. Rücken und Bauch weisen den gleichen Grad der Gefäßverteilung auf.

Querschnitte durch den Ruderschwanz von *Platurus* und *Distira* (Abb. 45) geben eine überzeugende Darstellung von der Bedeutung der Blutgefäße in der Haut dieser Wasserschlangen. Gerade in der dorsalen und ventralen Falte des seitlich zusammengedrückten Schwanzes findet sich eine sehr starke Anhäufung der Blutgefäße, die in dem verhältnismäßig locker gebauten Gewebe der Subcutis liegen.

In Abb. 46 habe ich eine Schuppe von *Distira melanocephala* in der Aufsicht dargestellt, um das äußerst dichte, sehr kleine schlingenbildende Kapillarennetz zu zeigen, das bei allen Körper- und Schwanzschuppen nachgewiesen werden kann. Es handelt sich hier um die Blutgefäße, die unmittelbar unter der Epidermis liegen. Die Kapillaren gehen auch in die freien Ränder der Schuppe hinein bis in den Winkel, den die Epidermis der Oberfläche mit der der Unterfläche bildet. Auf Flächenbildern von anderen, nicht so typischen Wasserschlangen fand ich die Schlingen sehr viel weiter auseinander gelagert.

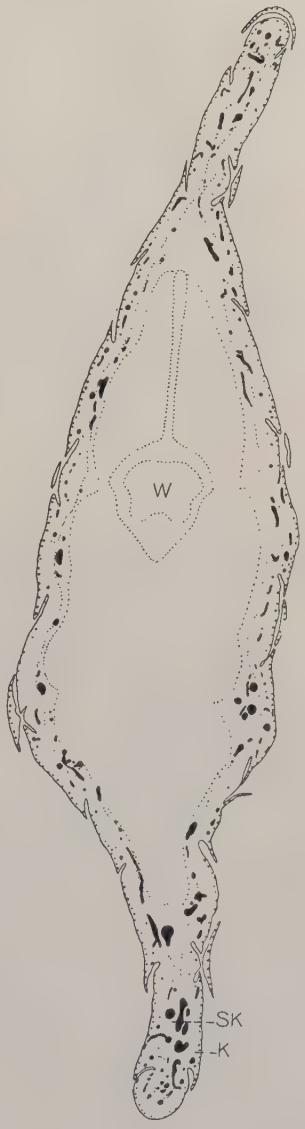


Abb. 45. *Distira melanocephala*. Schwanz, quer. Verteilung der Blutgefäße (schwarz). Alkohol. 24×. *W* Wirbel. *K* Korium. *SK* Subkutis.

Die Bedeutung der Blutkapillaren bei den Wasserschlangen unmittelbar unter der Epidermis liegt also unzweifelhaft darin, daß es sich hier um eine Hautatmung handelt; denn durch die dünne Hornschicht auf der Epidermis wird ein Gasaustausch ohne Zweifel begünstigt. Es wäre sonst auch nicht einzusehen, warum dieser Blutgefäßreichtum in der Haut gerade nur bei den typischen Wasserschlangen vorhanden ist und noch dazu ohne Rücksicht auf die Familienzugehörigkeit; denn *Acrochordus javanicus* ist eine aglyphe Natter, während *Enhydris hardwickii* und *Distira melanocephala* zur Unterfamilie Hydrophinae der Proteroglyphen gehören. Bei den Schlangen mit amphibischer Lebensweise kommt wegen der dicken Hornschicht eine Hautatmung weniger in Betracht; die Blutgefäße liegen auch nicht so dicht und zahlreich unterhalb der Epidermis.

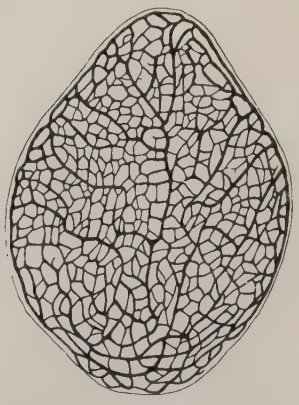


Abb. 46. *Distira melanocephala*. Seitenschuppe, Fläche. Blutgefäße (schwarz) bilden enge Schlingen. 83 ×.

Eine Art zusätzlicher Atmung ist von der Seeschlange *Hydrus platurus* bekannt, deren Mundschleimhaut eine reichhaltige Blutgefäßversorgung aufweist. Auf Serienschnitten durch den Unterkiefer von *Distira melanocephala* fand ich eine erstaunliche Versorgung mit Blutgefäßen und -kapillaren nicht nur der Mundschleimhaut, sondern auch der außenliegenden Körperhaut des Kiefers. Diese starke Durchblutung spricht ebenfalls für eine Hautatmung. Nach meinen Befunden ist daher eine zusätzliche Hautatmung der typischen Wasserschlangen sehr sicher anzunehmen.

B. Funktionelle Anpassung der Koriumstrukturen.

Auf die funktionelle Bedeutung der Koriumstrukturen weisen Biedermann (1926), Gebhardt (1914) in der Lederhaut des Störs und W. J. Schmidt (1921) bei der Panzerhaut von *Emyda granosa* hin. Die Koriumfasern der Schlangenhaut passen sich ebenfalls in ihrer Lagerung den funktionellen Bedingungen an, die an sie gestellt werden; denn ein ungeordnetes Fibrillenwerk kann nach Nauck (1932) überhaupt nicht vorkommen, in sehr viel stärkerem Maße nicht an häufig und kräftig beanspruchten Stellen. Es muß den Fibrillen eine mechanisch funktionelle Bedeutung zukommen. In dem folgenden Abschnitt will ich versuchen, diese Bedeutung für die Bauchschienen und Rückenschuppen zu beweisen.

1. Kollagene Fasern.

Zunächst sollen die Verhältnisse in der Bauchschiene besprochen werden, da hier die Anpassung der Koriumbündel an die Beanspruchung der Haut besonders deutlich ist, und zwar sollen in diesem Teilabschnitt nur die kollagenen Fasern Berücksichtigung finden.

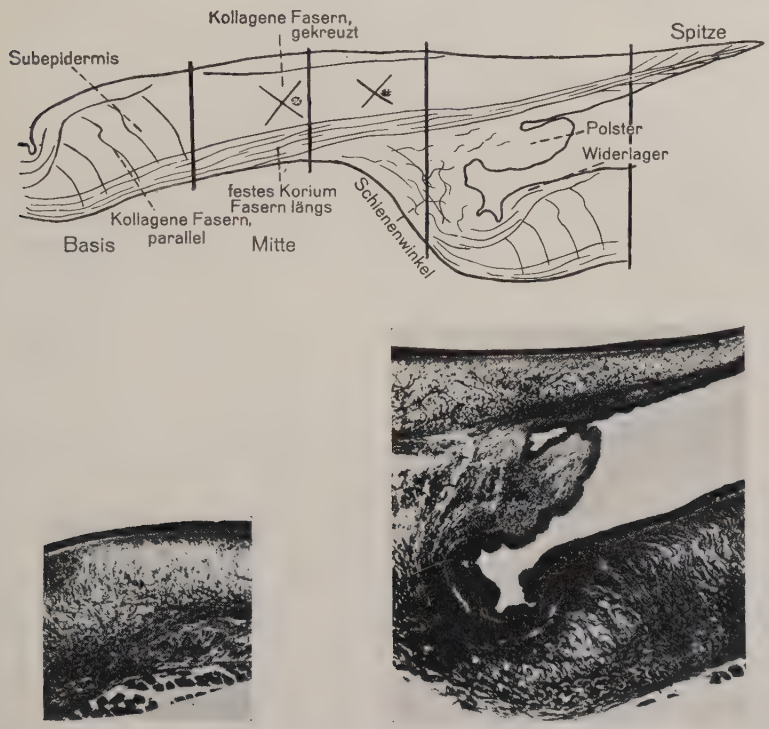


Abb. 47. *Psammophis sibilans.* Bauchschiene, längs. Kollagene Fasern. Bouin Hämatoxylin-Erythrosin.

Wie aus Abb. 47 zu ersehen ist, bilden die derben Fasern des straffen Koriums den Grundstock der Bauchschiene, der sich als sogenannter Seitenstrang bis in die Spitze hinein fortsetzt und für die ihr notwendige Festigkeit sorgt. Gebhardt findet, daß diese Struktur bei Längszug nicht elastisch, d. h. zugfest, dagegen bei Querzug sehr elastisch ist. Durch besonders im spitzen Winkel aufsteigende Faserbündel, die ihren Anfang nehmen nicht nur in den oberen Lagen des straffen Koriums, sondern auch im unteren Teil, ja sogar in der Subcutis, — was Lange (1931) bei Ophidiern be-

streitet — durch diese Faserbündel also wird die Verschieblichkeit, wie Gebhardt das Wort etwas unglücklich gewählt hat, der einzelnen Bündel gründlich aufgehoben, so daß also das straffe Korium der Bauchschiene außerordentlich fest gebaut ist. Das ist für die funktionelle Beanspruchung der Schiene gerade bei der Fortbewegung der Schlangen notwendig.

Die Subepidermis in der Bauchschiene (Abb. 47) hat eine bedeutende Stärke erlangt gegenüber der in der Rückenschuppe. Sie dient sicher dazu, ein Durchbiegen der Schienenspitze beim Hineindrücken in den Boden zu verhindern. Die kollagenen Fasern können locker und zellenreich gebaut sein wie bei den Riesenschlangen, den Vipern außer *Causus* und einigen Nattern (*Tropidonotus*, *Psammophis*, *Leptodira*, *Coelopeltis*, *Xenodon*). Zeichnet sich die Subepidermis durch eine bedeutende Höhe aus, wie das bei den Riesenschlangen und bei den Vipern besonders bei *Bitis* der Fall ist, dann wird sie durch dicht unterhalb der Epidermis gelegene, starke und zahlreiche Längs- und Querbalken versteift. Die Dicke dieser Festigkeit verleihenden Schicht hängt von der Widerstandsfähigkeit der übrigen Fasern ab. Das straffe Korium geht bei den eben genannten Schlangen und einigen Nattern allmählich in das lockere Korium über. Bei den meisten Nattern bildet das straffe Korium eine scharfe Grenze gegen die Subepidermis und besteht aus festen und engmaschigen Faserbündeln. Finden sich in der Subepidermis außerordentlich starke und feste Kollagenstränge, wie das bei *Platurus*, *Coluber*, *Herpetodryas* der Fall ist, dann fehlt natürlich die Versteifung unterhalb der Epidermis, die beiden Koriumschichten gehen allmählich ineinander über und sind schwer voneinander zu unterscheiden. Im übrigen können alle Übergänge von dem locker zum fester gebauten Subepidermistyp vorkommen, und damit ist verbunden die mehr oder weniger große Festigkeit der Bündel des straffen Koriums.

Wie aus der Bewegungsweise der Schlangen erhellt, muß die Spitze der Bauchschienen in großem Maße widerstandsfähig sein, um ihre Funktion ausüben zu können. Die kollagenen Fasern gehen von dem Seitenstrang aus in schräger Richtung zur Ober- und Unterseite der Schienenspitze, sie setzen also den Druckkräften großen Widerstand entgegen.

Es ist interessant, daß die Kerne der basalen Epidermiszellen, die an der Spitze der Schiene liegen, sich ebenso wie die Bindegewebsfasern richten, wie ich schon an anderer Stelle bei Abb. 42 erwähnt habe. Vielleicht aber hängt diese Anordnung

der Kerne ab von den Spannungsverhältnissen, hervorgerufen durch den Innendruck beim Wachsen des Schienenendes. Bei Ringelnatterembryonen waren in den eben angedeuteten Schienenhöckern noch die ovoiden Kerne der basalen Zylinderzellen gleichmäßig aufrecht gestellt, auch an der späteren Unterseite der Schiene, während die Spitze noch nicht ausgebildet war.

Der Mittelteil der Bauchschiene fällt auf durch die ganz andersartige Struktur der kollagenen Bündel gegenüber ihrer Basis (Abb. 47). Die leicht gewellten Fasern weisen die für die Schlangen so charakteristische kreuzweise Lagerung auf. Die verschieden große Festigkeit der Subepidermisfasern, die bei lockerer Anordnung eine starke Wellung beobachten lassen, habe ich schon erwähnt. Immer aber tritt der Bau des Bindegewebes in den für die Schlangenhaut bekannten 3 Richtungen hervor, auf Längs- wie auf Querschnitten. In der Schienenmitte wirkt der Druck von mehreren Richtungen auf die Haut. Diesen Richtungen passen sich die Faserstrukturen an. Durch die Verflechtung in mehrere, sich kreuzende Bündel wird eine gewisse Elastizität gewährleistet, trotzdem aber eine allzu große Verschiebung verhindert. Auf diese Weise wird scherenden Kräften Widerstand geboten. Die Bindegewebszellen werden als eine Art Puffer zwischen den Fasern anzusehen sein. Die Bedeutung des Mittelteils bei der Bauchschiene, die auf seiner Widerstandskraft gegenüber verschiedenen Druck- und Verschiebungsverhältnissen beruht, erhellt auch daraus, daß die Subepidermis dicht unterhalb des Epithels durch kräftige kollagene Längs- und Querfasern stärkere Festigkeit erlangt.

Die Fasern der Schienenbasis nun zeigen einen deutlich parallelen Verlauf zueinander bei den Riesenschlangen und den großen Vipern, wie *Bitis*, wie die Abb. 47 zeigt. Die Bündel, die vom straffen Korium aufwärts im Bogen zur Oberfläche aufsteigen, verlaufen allerdings nicht ganz parallel, sondern in mehr oder weniger großen Wellen derart, daß ihre oberen Enden sich kreuzen, wie ich an Querschnitten sehen konnte. Sie bilden also ein Gewölbe innerhalb der Querachse der Bauchschiene. Bei den Nattern liegen die Fasern nicht ausschließlich parallel zueinander, aber die Hauptrichtung führt immer im leichten Bogen vom straffen Korium aufwärts zur Epidermis. Gebhardt (1914) meint, es sollen „reibende und drückende Beanspruchungen der Oberfläche die Fasern senkrecht zum Druck, aber in die Richtung der der Oberfläche parallelen Zugkomponente der Richtung“ lagern. Das ist in schönster Weise bei den kollagenen Fasern der Schienenbasis verwirklicht. Diese von innen nach außen ziehenden Fasern verflechten ihre Enden

unterhalb des Epithels mit derben kollagenen und zahlreichen elastischen Fasern, so daß ein Widerlager gebildet wird für einen Auswuchs an der Unterseite der vorhergehenden Schiene. Dieser durch viele elastische Einlagerungen außerordentlich elastische Auswuchs bildet ein Polster für die Bauchschiene beim Zurückschnellen in ihre Ausgangsstellung. Die kollagenen Fasern verlaufen auch hier senkrecht zur Oberfläche, also senkrecht zu Druck- und Reibekräften wie in der gegenüberliegenden Schienenbasis. Dieses Polster habe ich in jeder Schiene, auch bei allen Schlangen, gefunden. Es zieht als eine Leiste, die entweder einheitlich (*Corallus*, *Vipera*, *Echis*) oder gelappt sein kann (*Crotalus*, *Coelopeltis*, *Epicrates*, *Diemenia*), an der Unterseite entlang.

Der Schuppenwinkel, die Stelle, an der die Unterseite der Bauchschiene in die Basis der folgenden übergeht, ist bei der Fortbewegungsweise der Schlangen naturgemäß sehr vielseitigen Beanspruchungen ausgesetzt. Kollagene wie elastische Fasern zeichnen sich durch größere Stärke aus, die derben kollagenen vor allen Dingen noch durch einen geschlängelten Verlauf. Dadurch besitzen sie eine größere Dehnbarkeit, ohne gleich zu zerreißen. Die Hauptrichtung der Stränge (Abb. 47) ist einmal die von der Unterseite des straffen Koriums in leichter Kurve quer durch den Schuppenwinkel bis zu den Fasern der Basis und zum Widerlager der folgenden Schiene, zum anderen wird sie gekreuzt von Bündeln, die vom Anfang der Basis zum Seitenstrang der vorhergehenden Schiene verlaufen. Beide Richtungen überkreuzen sich also. Auf Querschnitten zeigt sich, daß sich die Bündel ebenfalls überschneiden in der Querachse der Bauchschiene, ähnlich den Subepidermisfasern der Basis. Auf diese Weise wird dem Abspreizen der Schiene, die notwendig ist, um sie in den Boden zu stemmen, eine große Widerstandskraft der Lederhaut entgegengesetzt. Elastische Elemente sorgen dafür, daß die kollagenen Fasern nicht überspannt werden und zerreißen können. Sie bewirken zugleich ein Zurückschnellen in die Ausgangsstellung. Die kollagenen Fasern besitzen durch ihre wellige Struktur und ihren gewundenen Verlauf eine bestimmte Dehnbarkeit. Sie haben sich in die Richtung der Zugbeanspruchung gestellt und sollen verhindern, daß sich die Schiene im Schuppenwinkel von ihrer Unterlage ablöst. Durch die kreuzweise Lagerung der Bündel wird eine weitgehende Anpassung an verschiedene Druck- und Zugkräfte gewährleistet, daneben auch eine leichte Verschiebung der Fasern ermöglicht. Ein Rest der elastischen Lamelle, auf die ich noch in

einem späteren Abschnitt näher eingehen will, sorgt noch besonders für die erforderliche Elastizität.

Die Koriumstruktur der Rückenschuppen weist einen abweichenden Bau von der der Bauchschiene auf. Der Unterschied bezieht sich vor allen Dingen auf die Subepidermis und auf das straffe Korium, das, wie in Abb. 48 angegeben ist, den größten Teil der Schuppe ausmacht. Die Subepidermis ist niedrig. Da die Schuppenspitze nicht in den Boden eingedrückt wird, wie das bei der Bauchschiene der Fall ist, so ist eine dagegenstemmende hohe Faserschicht nicht notwendig. Doch auch hier haben die kurzen kollagenen Bündel

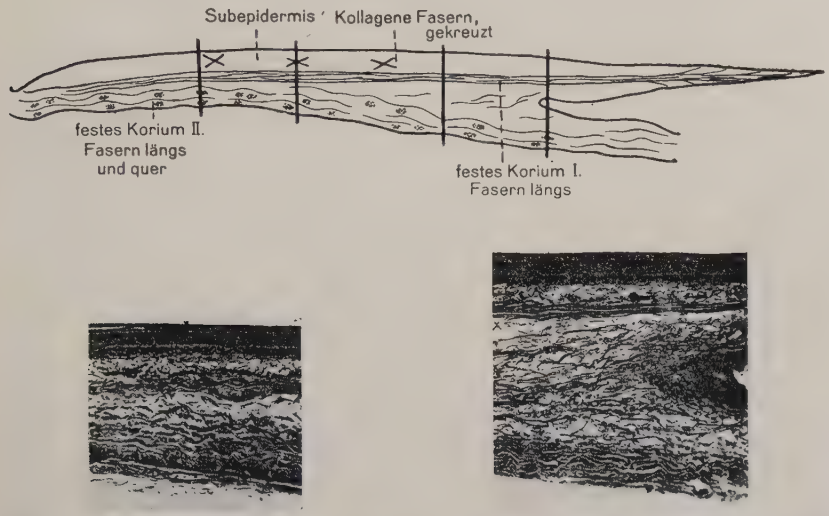


Abb. 48. *Python spilotes.* Rückenschuppe längs, Bouin, Hämatoxylin-Erythrosin.

den typischen Verlauf wie bei der Schiene: in der Mitte der Schuppe nach den 3 bekannten Richtungen, an der Spitze schräg nach oben beziehungsweise nach unten. Unterhalb der Epithelschicht ist die Subepidermis durch Quer- und Längsfasern besonders versteift, jedoch nicht in dem Maße wie bei der Bauchschiene.

Eine besondere Bedeutung für die funktionelle Anpassung der Fasern in der Rückenschuppe erlangt das straffe Korium. Wie ich in Abb. 48 zeige, sind 2 Teile zu unterscheiden: der obere wird durch längslaufende, annähernd parallele derbe Faserbündel gebildet, die bis in die Spitze hineingehen und die Seitenstränge bilden. Sie sind homolog den kollagenen Fasern im straffen Korium der Bauch-

schiene. Den größten Raum in der Schuppe nimmt der Faserkomplex des 2. Teiles ein. Die kollagenen Bündel, die sich oft durch ansehnliche Stärke auszeichnen, gerade gestreckt oder leicht gewellt sein können, durchsetzen das straffe Korium ungefähr in Längs- und Querrichtung der Schuppe mit einem mehr oder weniger spitzen Winkel zwischen beiden Richtungen.

Die Rückenschuppe muß in ihrer Längsachse genügend gefestigt sein. Das bewirken die längsverlaufenden Faserzüge. Hauptsächlich aber werden die Schuppen in ihrer Querrichtung beansprucht durch das Verschlingen der Beute, die den Schlangenkörper ganz beträchtlich aufzutreiben vermag. Einer solchen starken Dehnung sollen die Koriumbündel des unteren Teils der Lederhaut entgegen wirken, die sich nun auch wieder in Richtung des Zuges eingestellt haben. Im Schuppenwinkel steigen derbe Kollagenstränge in Wellenlinien aufwärts, dazwischen befinden sich Querzüge, so daß also dieser Schuppenteil genügend gegen Spannungen gesichert ist.

Quer- und Längsbündel gehen im Schuppenwinkel, wie die Abb. 48 zeigt, in Längsbündel über, die infolge ihres stark welligen Verlaufes eine größere Dehnbarkeit besitzen und dadurch ein Auseinanderziehen der Schuppen in Längsrichtung zulassen, was in geringem Maße durch die Schlängelbewegung des Tieres hervorgerufen, mehr noch durch den Beuteknoten im Körper in gleicher Weise notwendig wird wie in querer Richtung. Beim Übergang von der einen Schuppe in die Basis der folgenden sind die mehr geraden, annähernd parallelen Koriumbündel dicht aufeinander gepreßt und bilden so eine sehr feste Verbindung zwischen den Schuppen. Nach Gebhardt (1914) geschieht bei bestimmt gerichteten Hauptspannungen die Auslese der Fasern in Richtung quer zum Druck und in Zugrichtung. In den Schuppenwinkeln passen sich die Faserbündel diesen beiden Kräften in ihrem Verlauf an. Außer dem Zug in Längsrichtung der Schuppen bei Dehnung eines Hautabschnittes ist auch eine Druckspannung vorhanden, die die schon dicht gedrängten Fasern nicht nennenswert weiter zusammenpressen kann; denn bei Druck zu ihrer Querachse sind die Bündel ja äußerst widerstandsfähig. Ich habe bei den Schuppen aller untersuchten Schlangengattungen diesen Teil besonders fest gebaut gefunden, sogar bei den Plattenschuppen (*Enhydris hardwickii*) und Warzenschuppen (*Acrochordus javanicus*), deren Bau sonst äußerst gelockert erscheint.

Den Verlauf der elastischen Fasern in der Rückenschuppe will ich im folgenden Abschnitt besprechen.

Ein Polster an der Unterseite der Schuppe und das dazugehörige Widerlager auf der folgenden, wie ich sie bei der Bauchschiene festgestellt habe, fehlen bei der Rückenschuppe. Beide sind auch nicht notwendig, da die Funktion der Rückenschuppe eine andere ist als die der Bauchschiene.

2. Elastische Fasern.

Wie für die kollagenen Fasern, so ist auch für die elastischen Elemente der Haut eine funktionelle Anpassung nachzuweisen.

Die enge Verflechtung der elastischen und kollagenen Fasern veranlaßt Nauck (1931, 1932), elastisch-kollagene Systeme aufzustellen. Die Beziehung zwischen kollagenen und elastischen Elementen z. B. im Nackenband des Rindes (Nauck, 1932) besteht darin, daß die kollagenen infolge ihrer geringeren Spannung das Zerreißen der elastischen Fasern verhindern. Diese wiederum bewahren die kollagenen Fasern vor Zerreißung durch zeitliche Ausdehnung einer sonst plötzlich erfolgenden Ruckbelastung, weil erst die durch die elastischen Fasern hervorgerufenen Wellen der kollagenen Bündel ausgeglichen werden müssen. Wo die elastischen den kollagenen Fibrillen „parallel verlaufen, dienen sie dazu, die von Natur gewellten Kollagenbündel, welche durch eine Dehnungsbelastung gestreckt wurden, in ihre gewellte Lage zurückzuführen", wie beispielsweise für Sehne und Nerv gezeigt wird.

Bei Betrachtung der engen Verbindung zwischen kollagenen und elastischen Elementen in der Schlangenhaut liegt die Frage nahe, ob auch hier ein elastisch-kollagenes System vorhanden sei. Die Antwort fällt bejahend aus.

Es sei kurz bemerkt, daß die Angaben in der Literatur über die elastische Versorgung der Schlangenhaut sehr spärlich sind.

Zunächst wieder will ich auf die Verhältnisse in der Bauchschiene eingehen. Die Abb. 49 einer Schiene von *Boa constrictor* gibt einen Begriff, in wie großer Anzahl die elastischen Fasern im Korium vorhanden sein können. Sie begleiten die kollagenen Fasern in ihrem Verlauf oder verbinden einzelne Kollagenbündel in spitzem Winkel miteinander. In der Schienenbasis steigen die elastischen Fasern vom straffen Korium in sanftem Bogen aufwärts zur Epidermis, genau wie die kollagenen. Ebenso wie diese überkreuzen sie sich nach Art eines Gewölbes, wie ich aus Querschnitten ersehen konnte. Selbst bei *Leptodira albofusca*, wo nur wenige elastische Fasern in der Subepidermis vorkommen, konnte ich sie beobachten, wenn auch immer in der Nähe der Schienenbasis. Daraus erhellt schon, was für eine große Bedeutung diesem Teil der Bauchschiene bei der funktionellen Beanspruchung zufällt. Einzelne stark geschwungene Fasern ziehen außerdem von beinahe der Mitte der Schiene zum Verbindungsstück von Schuppenwinkel und Basis. Hier finden sich besonders zahlreich elastische Bündel zu einem dichten Gewirr zusammen, das sich in das schon besprochene Widerlager der Bauchschiene fortsetzt. Dadurch, daß einzelne elastische Fäser-

chen verschiedene kollagene Fasern miteinander verbinden, hauptsächlich innerhalb der Schienen mit hoher Subepidermis und annähernd parallel verlaufenden welligen Kollagenbündeln (Riesenschlangen), verhindern die elastischen Elemente ein Auseinanderzerren des kollagenen Faserverbandes. Die elastischen Fasern sind gewellt oder spiralig und besitzen dadurch eine große Ausdehnungsmöglichkeit. In der Mitte der Bauchschiene nehmen die elastischen Fasern der Subepidermis den kreuzweisen Verlauf an, um sich am Schienenende in Richtung der Spitze zu lagern. Dicht unterhalb der Epidermis hören die sehr zart gewordenen Fäserchen zwischen den derben kollagenen Bündeln auf und sind nicht weiter zu verfolgen

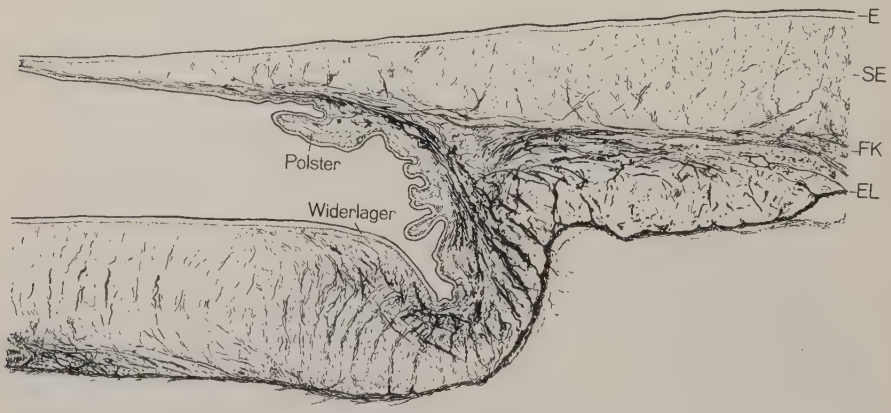


Abb. 49. *Boa constrictor*. Bauchschiene, längs, elastische Fasern. Bouin, Resorcin-Fuchsin. 100×. *E* Epidermis. *SE* Subepidermis. *FK* festes Korium. *El* elastische Lamelle.

Von den elastischen Elementen im Korium, die teils in Längsrichtung, teils quer ziehen, gehen spitzwinklig aufsteigende Bündel aus.

Im Schienenwinkel lassen sich außerordentlich viele elastische Elemente nachweisen, deren Verlauf ich in der Abb. 49 angegeben habe. Sie sind in Hauptrichtung der Zugbeanspruchung zu starken geraden Strängen geworden, die, wie ich erwähnt habe, die Schiene nach Erschlaffung der Muskeln in ihre Ausgangsstellung zurückziehen sollen. Die kollagenen Stränge dagegen verlaufen in Wellenlinien. Die elastischen Stränge im Schienenwinkel überkreuzen sich, wie die Abb. 50 vom Querschnitt durch eine Bauchschiene zeigt.

Der Winkel zwischen beiden Faserrichtungen ist mehr oder weniger spitz, wie z. B. bei *Python, Boa, Epicrates, Corallus* und *Erythrolampus*, so daß die elastischen Fasern beinahe gerade von der elastischen Lamelle zum Seitenstrang aufsteigen.

oder aber es kann der Winkel stumpf sein (*Dryophis, Causus),* wie Abb. 51 zeigt. Dann verlaufen die spiraligen Fasern quer zur Schienenachse.

Außer den starken Strängen sind zarte elastische Fasern vorhanden, die sich unterhalb der basalen Epidermiszellen bündelartig aufspalten, so daß eine Faser mit mehreren Epithelzellen in Verbindung tritt. Ich sah jedoch in keinem Fall, daß die Fasern in die Epithelzellen selbst hineinziehen. An der Grenze zwischen Epidermis und Lederhaut finden sich stumpfe Koriumleisten, zwischen diese dringen die elastischen Fäserchen ein. Auf diese Weise wird die Verbindung mit der Epidermis noch fester. Bei der energischen Beanspruchung des Schienenwinkels bei seiner Funktion ist diese Anordnung der elastischen Elemente erklärlich. Auch das Polster der Bauchschiene ist reich an elastischen Längs- und Querfasern, dsgl. das Widerlager, das sich bei den Riesenschlangen und bei Bitis durch beträchtlichen Umfang auszeichnet.

Abb. 50. *Tropidonotus natrix.* Schienenwinkel, quer, elastische Fasern, sonst wie Abb. 49. 1535×.

Im Bereich des Schuppenwinkels befindet sich die elastische Lamelle (Abb. 52), deren elastische Elemente aus dicken, sich in der

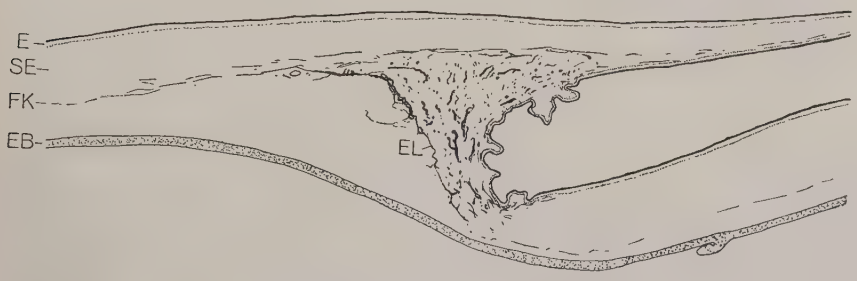


Abb. 51. *Dryophis mycterizans.* Bauchschiene längs. Bezeichnung wie Abb. 49. *EB* elastisches Band.

Diagonale kreuzenden Strängen bestehen, die von dünneren Fasern begleitet sind. Von ihr gehen Fasern in die Bindegewebszüge der Muskeln hinein. Sie gibt auch Bündel für den Schienenwinkel ab. Die Bedeutung der Lamelle liegt in der außerordentlichen Elastizität und Reißfestigkeit, die sie der Bauchschiene bei den Verschiebungen während der Bewegung verleiht. Bei den Riesenschlangen (Abb. 49) und *Erythrolampus* kommt sie unter der ganzen Schienenfläche vor. Dort, wo sie bei *Dryophis* (Abb. 51) und der Mehrzahl der Nattern

und Vipern in der Bauchschiene fehlt, ist sie doch immer unterhalb des Schuppenwinkels zu finden, woraus schon ihre Wichtigkeit erhellt.

Was den Reichtum der elastischen Fasern in der Haut betrifft, so stellt die Bauchschiene von *Dryophis mycterizans* einen Gegensatz zu *Boa constrictor* dar. Die Subepidermis ist beinahe frei von elastischen Elementen, denen auch alle zarten Fäserchen fehlen. Es sind nur dicke bandförmige Stränge übrig geblieben. Dasselbe Bild weist die Rückenschuppe auf. Vielleicht hängt die geringe Ausbildung der elastischen Elemente in der Haut damit zusammen, daß *Dryophis* als eine Baumschlange ihre Bauchschienen nicht in der Weise wie die auf dem Boden lebenden Schlangen beansprucht. Die scharfkantigen Schienen sollen nur ein Abgleiten des Tierkörpers bei der Bewegung in den Zweigen verhindern.

Abb. 52. *Corallus hortulanus*. Rückenschuppe, Fläche. Elastische Lamelle. Sonst wie Abb. 49. 1750×.

Worin zeigt sich nun die Wechselbeziehung zwischen elastischen und kollagenen Elementen? Im Schuppenwinkel sind die Kollagenstränge stark geschlängelt, während die groben, elastischen gerade, nicht gewellt verlaufen. Nach Nauck (1932) erzeugen die elastischen Fasern Vorratsfalten im kollagenen Material, die bei Beanspruchung ausgeglichen werden können, und die nach erfolgter Dehnung die elastischen Fasern durch die Straffheit der kollagenen Fibrillen vor Überdehnung bewahren. Die Wellen der kollagenen Bündel werden also bei der Bewegung der Bauchschiene zum Verstreichen gebracht. Dann aber sollen die elastischen Fasern die kollagenen in ihre Ausgangsstellung zurückziehen und mit ihnen die ganze Schiene.

Diese Bedeutung haben die elastischen Fasern für die Wellungen der kollagenen auch bei den elastisch-kollagenen Systemen z. B. der Sehne (Nauck, 1931) und der Adventitia der Blutgefäße.

Auffällig ist, daß die elastischen Fasern wenig oder gar nicht vorhanden sind überall dort, wo die kollagenen derbe und feste Stränge in der Subepidermis bilden (*Elaps*, *Coluber*, *Herpetodryas*, *Xenodon*). Dort aber, wo die kollagenen Bündel in lockeren Wellen verlaufen, sind zahlreiche geschlängelte oder spiralige elastische Elemente vorhanden (*Cerastes*, *Bitis*, *Lachesis*, *Vipera*, *Crotalus*, *Echis*). Das gilt auch für das straffe Korium, wenn es locker gebaut ist, wie bei *Diemenia*, *Pseudechis*, *Notechis* und *Xenodon*. Ein festes, von wenigen elastischen Fasern durchzogenes Korium, bei dem dann seine obere Grenze scharf ausgeprägt ist, haben *Psammophis*, *Tarbophis*, *Tropidonotus*. Gegen Druck- und Zugspannungen halten die derben kollagenen Bündel offenbar allein stand.

Die Lage der elastischen Fasern innerhalb der Rückenschuppe gibt Taf. 5, von *Tropidonotus natrix* schematisch wieder.

Die Schuppenumrisse sind schwarz wiedergegeben, rot sind die elastischen Fasern, die hauptsächlich in Längsrichtung ziehen oder da hineinbiegen, blau die Fasern des Quersystems und davon schräg aufsteigende des Schuppenwinkels. Die Abb. 1, 2, 3, 4 stellen Querschnitte, die Abb. 5, 6, 7 Längsschnitte durch die Schuppe dar. Flächenbilder zeigen von links nach rechts die Verhältnisse im Schuppenkörper, in der elastischen Lamelle und in der Subcutis. Durch den Reichtum der elastischen Elemente wird es unmöglich, jede Faser zu berücksichtigen; so habe ich nur die Hauptzugrichtung der Fasern in den Zeichnungen wiedergegeben.

In der Rückenschuppe begleiten ebenfalls die elastischen Fasern die kollagenen und richten sich in ihrem Verlauf nach der Zugbeanspruchung beim Verschlingen der Beute. So verbinden äußerst starke elastische Stränge durch gerade, untereinander parallele Züge die Schuppe mit ihren Nachbarschuppen (blau). Sie ziehen quer durch den Schuppenkörper hindurch, um dann in die 4 Richtungen zu den angrenzenden Schuppen umzubiegen. Von diesen Strängen gehen Fasern in diagonaler Richtung aus, von denen einige zur Oberfläche aufsteigen. Auf Querschnitten gehen diese „blauen" Fasern von der elastischen Lamelle zur Mittelfläche in leichtem Bogen aufwärts und verfestigen die Schuppenwinkel, in deren vorderem Ende sie sich in der Weise überkreuzen, wie es die Abb. 3 angibt. Wie die Abb. 1—4 deutlich machen, wird durch die „blauen" Fasern der Schuppenkörper in wirksamer Art mit der Unterlage, der elastischen Lamelle, verbunden.

Die „roten" elastischen Fasern, die durchweg dünner sind, verlaufen vor allem in der Längsachse der Schuppe und zwar in ihrem mittleren Teil, wie aus den Abb. 5—7 zu ersehen ist. Sie gehören mit den „blauen" Fasern dem straffen Korium an und besonders seinem ersten Teil, der aus den längsziehenden kollagenen Fasern besteht (Abb. 48), während die „blauen" dem zweiten Teil des Koriums mit seinen derben, kreuzweise laufenden Kollagenbündeln zuzurechnen sind. Von den „roten" elastischen Fasern nun steigen auch einige von der elastischen Lamelle aufwärts, einmal zur Schuppenspitze hin, zum anderen zur Basis. Sie verleihen also der Schuppe in ihrer Längsrichtung die notwendige Elastizität.

In der Subepidermis können einzelne zarte elastische Elemente vorkommen, wie nach Abb. 6, 7, quer zur Schuppe; senkrecht aufsteigende sind in der niedrigen Subepidermis der meisten Schlangen nicht vorhanden. Aber dort, wo diese an Höhe gewinnt, wie bei *Python*, *Boa*, *Epicrates*, *Erythrolampus*, konnte ich viele in Bündeln vom straffen Korium durch die ganze Höhe der Subepidermis senk-

recht hinaufziehende elastische Fasern beobachten, die sich unterhalb der Epidermis in einzelne Fäserchen aufspalten.

Die elastische Lamelle, die ich schon mehrmals erwähnt habe, verbindet alle Rückenschuppen untereinander und zieht als eine Membran kontinuierlich an der Grenze vom straffen Korium und Subcutis unter allen Schuppen hinweg, die Fasern überkreuzen sich spitzwinklig. Es ist erklärlich, daß bei den ausgedehnten Verschiebungen zwischen Haut und Unterlage starke elastische Elemente vorhanden sein müssen, die durch ihre Elastizität die Verschiebungen wieder rückgängig machen müssen. Die Bündelrichtung liegt hauptsächlich quer zur Schuppenachse, da ja die Hauptbeanspruchung der Haut, nämlich durch die den Tierkörper auftreibende Beute beim Schlingen, in querer Richtung zur Körperachse fällt. Zwischen den Fasern bleiben kleinere und größere Lücken frei zum Durchtritt der Nerven und Blutgefäße. Das von Ficalbi (1888) beschriebene Hauptgeflecht der Nerven und Blutgefäße liegt außerhalb des Schuppenkörpers, abgetrennt durch die elastische Lamelle. Diese besteht zumeist aus 2 Faserlagen, so daß es manchmal geschehen kann, daß Nerven und Blutgefäße zwischen beiden Lagen zu liegen kommen, wie ich es bei *Corallus hortulanus* fand.

Auch die Subcutis ist reich an elastischen Elementen, während die kollagenen Fasern etwas zurücktreten. Der auf die elastische Lamelle folgende Teil besteht aus Längs- und Querfasern, durchsetzt von Fasern in diagonaler Richtung (rot), der nächste besteht wieder aus Fasern quer zur Schuppe, die sich aber durch ihre spiralige Aufrollung auszeichnen und dadurch eine große Elastizität besitzen. Alle elastischen Fasern der Subcutis verbinden, wie die Lamelle, die Rückenschuppen untereinander.

Die Schindelschuppen aller Schlangen, auch der Wasserschlangen *Platurus* und *Distira*, sind nach dem eben dargelegten Typ gebaut. Bei *Distira*, der Bauchschienen fehlen, sind die elastischen Fasern dünn; die Schuppen haben auch nur eine geringe Höhe. Eine zarte elastische Lamelle läßt sich hier, ebenfalls bei den zu Platten und Warzen umgewandelten Schuppen von *Enhydris* und *Acrochordus* nachweisen, deren elastische Elemente auch sehr zart sind. Bei *Acrochordus* bilden sie als zahlreiche enge Spiralen, die sich spitzwinklich oft wirr überschneiden, ein dichtes Geflecht und Widerlager für allseitige Druckkräfte.

Es sei hier noch die funktionelle Anpassung im Bau der Lederhaut von *Amphisbaena alba* beschrieben. Die kollagenen Bündel

bilden in der Plattenschuppe breite, derbe Lagen, die hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufen, den Einbuchtungen des Schuppenwinkels nach unten folgen, dann in den Körper der folgenden Schuppe hinübergehen. Hier treten dazu breite Stränge, die im Winkel von ungefähr 90° quer zu den ersten liegen. Subepidermis und straffes Korium haben die gleiche Struktur der kollagenen Fasern. Von den elastischen Elementen ist eine äußerst feine elastische Lamelle vorhanden, von der senkrecht durch die Lederhaut dünne elastische Fäserchen aufsteigen und sich unterhalb der Epidermis pinselartig aufspalten. Bemerkenswert ist nun, wie die geraden, senkrecht von unten nach oben im Korium aufsteigenden elastischen Fasern die Kollagenstränge umspinnen. Nach Art eines Gewebes umgreift die Faser das dicke Kollagenbündel quer zu seiner Längsachse auf der einen Seite, um dann durch den Spalt zwischen 2 Kollagenbündeln hindurchzugehen und das nächste höhere auf der anderen Seite zu umfassen. Auf diese Weise sind elastische und kollagene Elemente innig miteinander verbunden. Aufsteigende kollagene Fasern sind nicht vorhanden.

Durch die dicht aufeinander liegenden kollagenen Schichten wird die Schuppe gegen Druck außerordentlich widerstandskräftig und zwar in allen ihren Teilen. Durch die besondere Anordnung der elastischen Fasern wird dafür gesorgt, daß die Kollagenbündel, wenn sie sich durch scherende Kräfte in Längsrichtung der Schuppe verschoben haben, doch noch elastisch zusammengehalten und in ihre Ausgangsstellung zurückgezogen werden. *Amphisbaena alba* lebt unterirdisch, gräbt sich in die Erde ein, und so ist es selbstverständlich, daß die Haut fest und überall widerstandsfähig sein muß, zumal sich das Tier zur Fortbewegung der ganzen Haut bedient (Wiedemann, 1931/1932).

Kurz will ich noch meine Befunde über elastische Fasern im Schwanz erwähnen. In den Abb. 53—56 gebe ich Querschnitte von Schwanzenden verschiedener Schlangen halbschematisch wieder, und zwar bedeuten die schwarzen Punkte die quergetroffenen elastischen Fasern, die Striche die längsverlaufenden. Die Schlangenarten habe ich so gewählt, daß je eine die Vertreterin eines Bewegungstyps nach Wiedemann (1931/1932) darstellt. Es sollte also festgestellt werden, ob die elastischen Elemente sich auch im Schwanz der Funktion anpassen, je nachdem, ob dem Schwanz eine Bedeutung bei der Bewegung zukommt oder nicht.

Die Ringelnatter gehört zu den Laufschlangen, für die das Schlängeln charakteristisch ist, bei denen also der lange Schwanz das Schlängeln unterstützen muß. *Dryophis mycterizans*, eine echte Baumschlange, bedient sich zum Vorwärtsbewegen vor allem der vertikalen Wellenbewegung des Körpers; ihr Schwanz ist lang und dünn und soll wohl nur die Verlängerung der Körperstütze auf den Zweigen bilden. *Vipera lebetina*, aus der Gruppe der Kriechschlangen, besitzt einen kurzen, bedeutungslosen Schwanz. Und endlich weist *Distira melanocephala*, eine Seeschlange, einen seitlich zusammengepreßten Ruderschwanz auf, dem beim Schwimmen eine große Aufgabe zufällt.

Abb. 53. *Tropidonotus natrix*. Schwanz, quer, elastische Fasern. *W* Wirbel. *EL* elastische Lamelle.

Wie äußert sich nun diese verschiedene Beanspruchung bei der Bewegung in der Lagerung der elastischen Elemente? Die Fasern in den Schuppenwinkeln dürfen

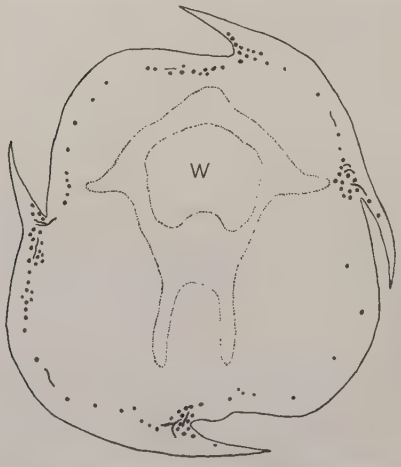


Abb. 54. *Dryophis mycterizans*. Schwanz, quer, elastische Fasern. Färbung wie Abb. 49. Schema. *W* Wirbel.

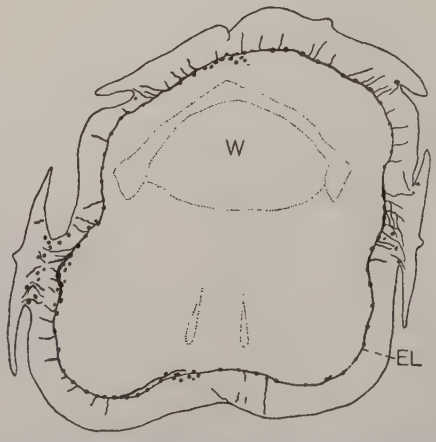


Abb. 55. *Vipera lebetina*. Schwanz, quer, elastische Fasern. Sonst wie Abb. 49. Schema. *W* Wirbel. *El* elastische Lamelle.

nicht berücksichtigt werden, da ihre Anordnung der bei Rückenschuppen und Schienen entspricht.

Im Schwanz von *Tropidonotus* sind Längs- und Querfasern annähernd gleich verteilt, in reicher Anzahl. Auch die elastische Lamelle ist sehr gut entwickelt. Der Schwanz hat die seitlichen

Biegungen des Körpers mitzumachen und besitzt deshalb eine große Elastizität. Dagegen ist bei *Dryophis* auffallend, daß äußerst wenige elastische Elemente vorhanden sind. Es überwiegen die quergetroffenen Fasern, die also Fasern in Längsachse des Schwanzes darstellen, während die anderen spärlich sind. Alle Fasern liegen hauptsächlich um die dünne elastische Lamelle herum. Der Schwanz wird beim Klettern des Tieres eine beträchtliche Zugbeanspruchung auszuhalten haben. Der kurze Schwanz von *Vipera lebetina* besitzt eine elastische Lamelle, von der einige Fasern senkrecht durch die Haut hindurchgehen. Im übrigen weist er weniger Fasern auf als bei *Tropidonotus*. Da er beim Kriechen des Tieres nicht verwendet wird, braucht er auch nicht besonders gefestigt zu sein. Einen großen Reichtum von elastischen Elementen zeigt der Ruderschwanz bei *Distira*. Es steigen von der elastischen Lamelle senkrechte Bündel zur Epidermis hoch, die sich dann in einzelne Fasern aufspalten. Die Subcutis in der dorsalen und ventralen Falte zeichnet sich ebenfalls durch zahlreiche elastische Fasern aus. Das gleiche Verhalten habe ich im Ruderschwanz von *Platurus colubrinus* gefunden. Auf diese Weise wird die Haut außerordentlich widerstandsfähig gemacht gegen den Wasserdruck beim Schwimmen des Tieres.

Abb. 56. *Distira melanocephala*. Schwanz, quer. Elastische Fasern. Sonst wie Abb. 49. Schema. Bezeichnung wie Abb. 53.

Es mögen diese Beispiele genügen. Um aber ein umfassenderes Bild zu erhalten, müßten auch noch die Schwanzenden von Bewegungstypen der Lacertilier herangezogen werden.

C. Ergänzende Bemerkungen.

Kurz will ich noch auf einige Besonderheiten im Bau des Koriums hinweisen, die mir bei der Durchsicht meiner Präparate aufgefallen sind.

Die Subepidermis in der Haut von *Dryophis* läßt besonders in der Bauchschiene eine Lage merkwürdiger Zellen erkennen, von denen ich in Abb. 57 ein paar wiedergebe. Diese Zellen, deren Kerne runde oder hantelförmige Gestalt haben können, liegen mit ihrer Längsachse quer zur Bauchschiene. Sie erstrecken sich in der Subepidermis von ihrem oberen Rand etwas unterhalb der Basalmembran bis zur Grenze des straffen Koriums. Der Zellinhalt sieht streifig aus. Das konnte ich gleichzeitig auf Längs- und Querschnitten sehen. Es müssen also Plasmaplatten den Zellkörper durch-

ziehen. Bei Azanfärbung ist die Zelle rosa gefärbt, während blaue Färbung den Verlauf der umgebenden kollagenen Fasern angibt, die als ganz dünne Fäserchen die Zellwände überziehen. Außerdem noch verlaufen starke kollagene Bündel zwischen den Zellen in den charakteristischen 3 Richtungen vom Korium bis zur Basalmembran. Die Bedeutung der Zellen kann ich nicht angeben.

Bei der Viper *Causus rhombeatus* ist kein Unterschied im Faserverlauf des Kollagens bei Subepidermis und straffem Korium in Bauch- und Rückenschuppen zu bemerken. Die überall derben Stränge lagern sich in großen Wellen annähernd parallel zur Oberfläche. In großen Zügen lassen sich die charakteristischen Hauptrichtungen erkennen, doch erscheinen alle Fasern in der Horizontalen der Schuppe stark zusammengepreßt. Für die niedrige Haut sind die Bündel widerstandsfähig genug; daher können die elastischen Einlagerungen spärlich sein. Die elastischen Fasern im Schuppenwinkel sind wie bei *Dryophis* (Abb. 51) quer zur Schienenachse gelagert und spiralig angeordnet, so daß sie eine große Dehnbarkeit besitzen, daher die Funktion der bei beiden gering ausgebildeten elastischen Lamelle übernehmen können.

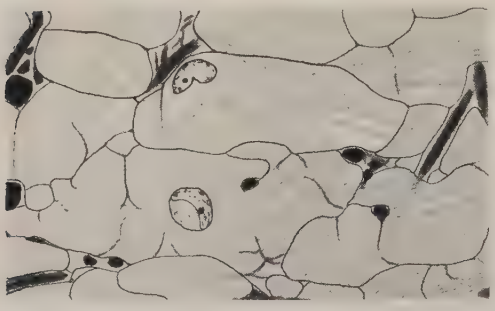


Abb. 57. *Dryophis mycterizans*. Bauchschiene, längs, Zellen aus der Subepidermis, Bouin, Eisenhämatoxylin-Orange G, 2000×.

Obgleich *Platurus* mit *Distira* verwandt ist, unterscheidet sie sich in der Lederhaut von ihr, was die dicken kollagenen Fasern betrifft, die bei *Distira* sehr zart gebaut sind. Im übrigen sind sie nach dem Schema der Schindelschuppen gelagert.

Über den Faserverlauf innerhalb der Höcker- und Plattenschuppen äußert sich Lange (1931) wie folgt: „Auch hier sind die Hauptfasern schräg gekreuzt ähnlich wie in den Schindelschuppen der anderen Ophidier, während in den stumpferen Warzenschuppen der Saurier die senkrechte Faserung die schönste Ausbildung zeigt."

Diese Angaben kann ich bestätigen. Ich untersuchte die Warzenschuppen von *Acrochordus javanicus* und die Plattenschuppen von *Enhydris hardwickii*. Hinzufügen möchte ich aber, daß auch in den Schuppen dieser beiden Schlangen ein Seitenstrang vorhanden ist, allerdings in Rückbildung begriffen. In der Höckerschuppe von *Acrochordus* fand ich den Seitenstrang, sehr reduziert, doch noch gut sichtbar etwas oberhalb der Mitte frei in der Schuppe enden.

Bei *Enhydris* reichte er durch die ganze Schuppe hindurch und schloß sich dort an die Epidermis an, wo das hintere Ende der Platte angedeutet schien. In der Abbildung einer Höckerschuppe von *Chersydrus* hat Lange (1931) nichts von einem Seitenstrang angegeben. Also auch in dieser Beziehung schließen sich die Warzen- und Plattenschuppen der Wasserschlangen den Schindelschuppen an.

Bei *Enhydris* geht die Subepidermis ganz allmählich in das straffe Korium über, dem aber die übliche Längsrichtung der Fasern fehlt. Dafür ziehen einzelne stärkere Längsbündel mitten durch die sich kreuzenden welligen Fasern der Subepidermis hindurch, wie ich es ähnlich an den Bauchschienen bei Riesenschlangen fand.

Es soll noch einiges über die Hüllen der elastischen Fasern gesagt werden.

Zur Färbung der Schwalbeschen Scheiden wurden Rasiermesserschnitte nach Formolfixierung in verdünnte Gentianaviolettlösung getan, dann kurz in Phosphormolybdänsäure. Die Hüllen der elastischen Fasern erscheinen nun rotviolett, während der Inhalt farblos bleibt.

Die Scheiden der elastischen Fasern, nach ihrem Entdecker Schwalbe benannt, wurden zuerst am Nackenband des Rindes gefunden, später auch in der menschlichen Haut. Nach Schwalbe (1877) zeigen die Hülle eine feine Längsstreifung, die durch longitudinale, in das Innere der Faser vorspringende Verdickungen hervorrufen wird. Von der Scheide ziehen Septen in das Innere, so daß also auf Querschnitten die elastischen Fasern gelappt, oft tief gefurcht erscheinen.

Abb. 58. *Tropidonotus natrix.* Schwalbesche Scheiden von elastischen Fasern aus der Rückenschuppe. Formol-Alkohol, Gentianaviolett. 4030×.

In Abb. 58 habe ich die Schwalbeschen Scheiden aus der Rückenhaut von *Tropidonotus natrix* gezeichnet. Die ovalen Querschnitte der elastischen Fasern zeigen bei den Schlangen Hüllen von einfacherem Bau gegenüber denen im Nackenband des Rindes. Der Rand ist vollkommen glatt, und es fehlen die in das Innere der Faser hineinspringenden Septen. Dort, wo ein Septum angedeutet scheint, handelt es sich um die spitzwinkelige Abgrenzung einer neuen Faser, deren mit der anderen verschmelzende Wand eine Zeitlang noch als Leiste erhalten bleibt, ehe sie verschwindet, wie es Schwalbe ebenfalls erwähnt. Die Zeichnung gibt außerdem die verschiedenen Dickenverhältnisse der elastischen Fasern wieder.

V. Die Hautsinnesorgane.

Von einer Besprechung der als „helle Flecke“ bezeichneten Tastorgane der Rumpfschuppen von Nattern und Vipern will ich absehen. Ich will mich auf die Hautsinnesorgane des Kopfes be-

schränken und auf diejenigen Tastflecke, die in ihrem Bau mit denen der Lippengegend Ähnlichkeit haben.

Die Sinnesorgane der Kopfhaut bei den Schlangen sind in großen Umrissen bekannt durch die Arbeiten von Leydig und Merkel bis W. J. Schmidt und Jaburek.

Wie die Abb. 59 zeigt, sendet das Korium eine Papille mehr oder weniger schräg in die Epidermis hinein, deren Zellen sich um diesen Zapfen herumlagern. Die diesem anliegenden Zellen haben ein spindelförmiges Aussehen, während die nächste Zelllage die ersten wie ein Ring umgrenzt. In der Abb. 59 sind zwei von den Zellen gezeichnet, die die Koriumpapille von vorn umgreifen. Eine besondere Umwandlung haben die Zellen zu erleiden, die der Spitze der Papille des Sinnesorganes anliegen. Auf die hohen und schmalen Zylinderzellen folgt ein Gebilde, das sich wie eine Kappe von oben her den unteren Zellen auflegt. Hin und wieder sind sehr zarte Zellgrenzen zu erkennen. Abb. 60 gibt diese kappenartigen Zellen, schräg von der Fläche gesehen, wieder. Nur im unteren Teil ist ein Zellkern zu finden. Die oberen, zusammengedrückten Zellen weisen je ein „Loch“ auf, dessen Inneres oft, nicht immer, von einem homogenen, dunklen Körper ausgefüllt wird. Jaburek (1927) hat in dieser Gegend durch Methylenblaufärbung Endkolben nach gewiesen. Ich habe einige Kopfsinnesorgane der Ringelnatter mit Silber gefärbt und ebenfalls in diesen Zellen Endkolben gefunden.

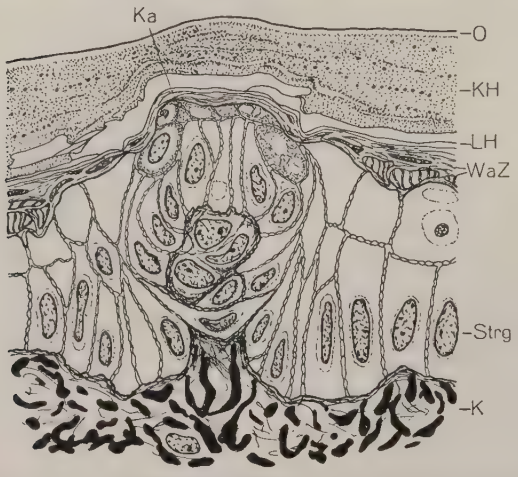


Abb. 59. *Psammophis sibilans.* Sinnesorgan aus der Oberlippe, längs, Bouin, Azan. 2000×. *O* Oberhäutchen. *KH* feste Hornschicht. *LH* lockere Hornschicht. *Ka* „Haubenzellen“. *Strg* Stratum profundum. *K* Korium.

Abb. 60. *Coelopeltis monspessulana.* Oberlippe. „Haubenzellen“ von der Fläche. Bouin, Azan. 2000 ×.

Dieser haubenförmige Zellkomplex ist im embryonalen Sinnesorgan (Abb. 61) noch nicht von den anderen Zellen zu unterscheiden.

Auch die breite Koriumpapille weist noch plasmareiche Zellen mit noch nicht abgeflachten Kernen auf. Erst später differenzieren sich diese an der Spitze des Organs gelegenen Zellen zu einem fest umgrenzten Bezirk für die Endkolben heraus. Diese Zellen sind also als die eigentlichen Sinneszellen anzusehen. Die angrenzenden Nachbarzellen sind etwas verhornt und umschließen die über sie hinausragende Haube mit einem Hornring. In der Zeichnung kommt das nicht so stark zum Ausdruck. Die darüberliegende Hornschicht ist dünner und kann nur einen ganz schmalen, von der übrigen Hornschicht scharf abgesetzten Streifen über dem Sinnesorgan bilden. Über das Oberhäutchen des Sinnesorganes habe ich in Abschnitt II berichtet (Abb. 1).

Dieser Grundplan der Hautsinnesorgane des Kopfes kehrt bei allen Schlangen wieder, und es sind sogar auch die Tastorgane der Rumpfschuppen von primitiven Schlangen, wie *Cylindrophis*, *Rhinophis*, *Ilysia*, *Glauconia* und der Riesenschlangen darnach gebaut, ja selbst die Rumpfschuppenorgane der reduzierten Familie der Hydrophinae (ausgenommen *Platurus*) weisen Anklänge an dieses Schema auf.

Abb. 61. *Tropidonotus natrix*. Embryo, 12 cm. Sinnesorgan vom Unterkiefer, quer. Bouin, Eisenhämatoxylin-Orange G. 1535 ×. *Strg* Stratum profundum. *K* Korium.

Bei *Rhinophis* ist der Koriumzapfen lang und schmal und füllt fast die ganze Höhe der Epidermis aus. Die großen wabigen Zellen (Abb. 26) fehlen darüber. Bei diesen Tastorganen wird besonders deutlich, daß die Koriumpapille nicht der Sitz der Sinneszellen und damit der Nervenendigungen sein kann; denn sie wird von einem dichten Geflecht von kollagenen Fasern erfüllt. Die Endkolben liegen auch hier in den haubenartigen Zellen und in den benachbarten Epidermiszellen. Bei *Ilysia* reichen die Wabenzellen der mittleren Hornschicht (Abb. 30) ebenfalls nur bis an die Sinnesorgane heran, ohne sie zu überziehen.

Von einer genauen Besprechung aller einzelnen Sinnesorgane dieser Art kann ich absehen. Der gewölbte Teil der Haubenzellen ist meist schmal ausgebildet, wie diese Zellen auch manchmal bis auf einen kleinen Teil reduziert sein können. Auch die Koriumpapille zeigt mannigfache Ausbildungen in Länge und Breite,

ebenso die Hornschicht, die das Sinnesorgan an den Seiten mit spitzen Hornzapfen tief umgreift, es so als scharf umrissenen Bezirk von den übrigen Epidermiszellen heraushebt.

Von den Hautsinnesorganen der Rumpfschuppen bei den Seeschlangen gebe ich eins in Abb. 62 wieder, aus der Haut von *Distira*. Auf jeder Schuppe befindet sich ein solches, ein wenig erhöht gelegenes Organ; die gleiche Größe aufweisenden Bauchschuppen sind durch zwei dieser Organe kenntlich. Die Koriumpapille ist flach und geht nur wenig in die Epidermis hinein. Unterhalb der Papille grenzt sich ein halbmondförmiger Bezirk im Korium ab, der durch flachschüsselförmige Kerne und in bestimmter Richtung verlaufende Kollagenfasern kenntlich wird. Die Epidermiszellen, die in der Zeichnung etwas in das Korium einspringen, sind von spindelförmiger Gestalt, die allerdings in der Abbildung nicht

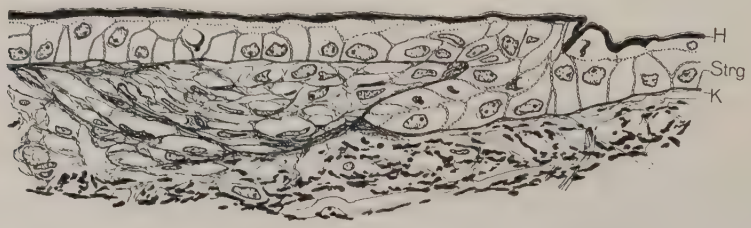


Abb. 62. *Distira melanocephala*. Sinnesorgan von einer Seitenschuppe, längs. Alkohol, Azan, 1535×. *H* Hornschicht. *StrG* Stratum profundum. *K* Korium.

so zum Ausdruck kommt. Die Zellen sind so gelagert, daß zwischen ihnen ein Spalt zu bestehen scheint. Diese Vermutung wird dadurch bestärkt, daß auch die Hornschicht, in der Verlängerung dieses Spaltes, einen kleinen Kanal auszubilden scheint; doch ist sicher die Drüsenähnlichkeit dieses Gebildes ohne Bedeutung, obwohl ich diese Lagerung der Zellen noch an mehreren Präparaten gesehen habe. Leider gelang es mir nicht, durch spezifische Färbungen die Nervenversorgung dieses Sinnesorganes festzustellen, da ich nur Alkoholmaterial zur Verfügung hatte.

VI. Zusammenfassung.

An dieser Stelle sollen nur die Hauptergebnisse zusammengefaßt werden. Für die speziellen Untersuchungen einzelner Schlangenarten muß auf den betreffenden Abschnitt verwiesen werden.

1. Es wird festgestellt, daß die Oberhäutchenzellen auf den Schuppen von Schlangen und Echsen von grundlegender Bedeutung sind für systematische und phylogenetische Betrachtungen.

Von den primitiven Grab- und Riesenschlangen bis zu der phylogenetisch wohl jüngsten Gruppe der Solenoglyphen läßt sich eine steigende Kompliziertheit in der Struktur der Oberhäutchenzellen beobachten. Gleichzeitig steigert sich der Unterschied der Oberhäutchenstruktur auf Bauchschienen und Rückenschuppen.

Bei den Eidechsen sind so treffende Unterschiede der einzelnen Familien, Gattungen und Arten, wie bei den Schlangen noch nicht aufzufinden.

2. Es wird gezeigt, daß zwei Möglichkeiten der Verhornung gegeben sind. Die Verhornung der großen wabigen Zellen des Stratum corneum wird aufgedeckt und beschrieben.

3. Epidermis und Korium sind auf eine sehr interessante Weise miteinander verbunden. Beide Zellen sind miteinander verzahnt durch annähernd parallele Leisten, und zwar derart, daß diese Verzahnung nur auf Querschnitten durch die Schuppe festzustellen ist.

4. Bei den typischen Wasserschlangen findet in der gesamten Körperhaut eine starke Vermehrung der Blutgefäße statt. Es wird damit eine zusätzliche Hautatmung sehr wahrscheinlich gemacht.

5. Es bestehen Beziehungen zwischen den kollagenen und elastischen Systemen der Haut. Beide sind funktionell eng miteinander verbunden. Für diese Anpassungen muß aber auf den betreffenden Abschnitt verwiesen werden.

6. Für die Sinnesorgane auf den Kopfschuppen aller Schlangen und auf den Rumpfschuppen einiger primitiver Schlangen wird nachgewiesen, daß die eigentlichen Sinneszellen wie eine Kappe, bestehend aus vielen kleinen Zellen, die anderen Zylinderzellen bedecken. Die darüberliegende dünne Hornschicht umgibt diese Kappe und trennt sie ringförmig von den Nachbarzellen ab.

Literaturverzeichnis.

Baumeister, L., 1908, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 26.

Biedermann, W., 1926, Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere I, in: Erg. Biol., Vol. 1.

Breyer, H., 1929, Über Hautsinnesorgane und Häutung bei Lacertiden, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 51.

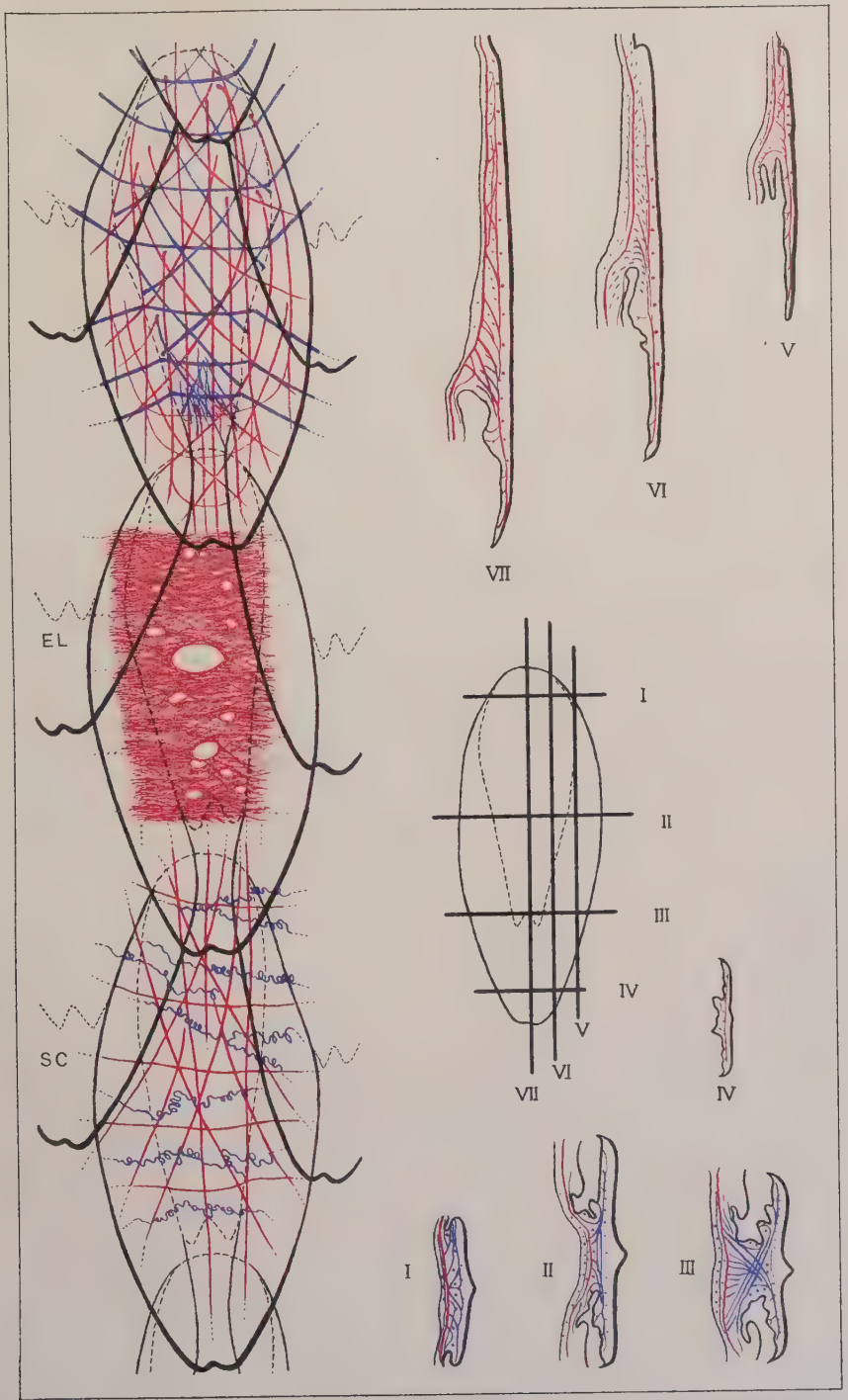
Cartier, O., 1874, Studien über den feineren Bau der Haut bei Reptilien, II. Abt. Über Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. 5.

Ficalbi, F., 1888, Richerche istologische sul tegumento dei serpenti, in: Atti Soc Toscana sc. nat. Pisa, Vol. 9.
Gebhardt, F. A., 1914, Einige mechanisch interessante Bindegewebsstrukturen, in: Anat. Anz., Erg.-H., Vol. 46.
Haas, G., 1932, Über drüsenähnliche Gebilde der Epidermis am Kopfe von Typhlops braminus, Ztschr. Zellforschg, Vol. 16.
Holtzinger-Tenever, H., 1935, Über Strukturbilder des Natternhemdes bei Schlangen. Ein Hilfsmittel zur Systematik, in: Verh. zool. Ges., Vol. 37.
Jaburek, L., 1927, Über Nervenendigungen in der Epidermis der Reptilien, in: Ztschr. mikr. anat. Forsch., Vol. 10.
Kerbert, C., 1877, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 13.
Kraus, F., 1906, Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen, ibid., Vol. 67.
Lange, B., 1931, Integument der Sauropsiden, in: Bolk, Göppert u. a., Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Vol. 1.
Leydig, F., 1872, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 8.
—, 1873, Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. I. Die Haut der einheimischen Ophidier, ibid., Vol. 9.
Maurer, F., 1895, Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig.
Merkel, F., 1880, Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Rostock.
Nauck, E., 1931, Die Wellung der Sehnenfasern, ihre Ursache und ihre funktionelle Bedeutung, in: Morph. Jahrb., Vol. 68.
—, 1932, Die funktionellen Beziehungen zwischen kollagenen Fibrillen und elastischen Fasern, ibid., Vol. 70.
Picado, C., 1931, Epidermal microornaments of the Crotalinae, in: Bull. Antivenin Inst. Amer. Glenolden, Vol. 4.
Ros, M., 1935, Die Lippengruben der Pythonen als Temperaturorgane, in: Jena. Ztschr. Naturwiss., Vol. 70.
Schmidt, W. J., 1909 10, Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr., in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 94.
—, 1912, Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden, ibid., Vol. 101.
—, 1913, Studien am Integument der Reptilien. IV. Uroplatus fimbriatus und die Geckoniden, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 36.
—, 1914, Studien am Integument der Reptilien. V. Anguiden, ibid., Vol. 38.
—, 1916, Studien am Integument der Reptilien. VII. Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen, ibid., Vol. 39.
—, 1917/18, Studien am Integument der Reptilien. VIII. Über die Haut der Acrochordinen, ibid., Vol. 40.
—, 1921, Die Panzerhaut der Weichschildkröte Emyda granosa und die funktionelle Bedeutung ihrer Strukturen, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 95.
Schwalbe, G., 1877, Beiträge zur Kenntnis des elastischen Gewebes, in: Ztschr. Anat. Entw.-gesch., Vol. 2.
Wiedemann, E., 1931 32, Zur Ortsbewegung der Schlangen und Schleichen, in: Zool. Jahrb., Physiol., Vol. 50.

Tafelerklärung.

Tafel 5.

Tropidonotus natrix. Rückenschuppe, Verteilung der elastischen Fasern. Schema. Bouin, Resorcin-Fuchsin. Erklärung im Text.



Pockrandt.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

LITH. ANST. V. E. GILTSCH, JENA.

Lebenslauf.

Am 29./10. 1909 bin ich als einzige Tochter des Studienrats Fritz Pockrandt und seiner Ehefrau Elsbeth, geb. Henze, in Berlin-Spandau geboren, bin arischer Herkunft und evangelischen Glaubens. Ich besuchte von Ostern 1916 bis Ostern 1929 die Realgymnasiale Studienanstalt zu Berlin-Spandau. Vom S.-S. 1929 bis Ende W.-S. 1929/30 studierte ich an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin, im S.-S. 1930 und W.-S. 1930/31 an der Georg-August-Universität zu Göttingen und vom S.-S. 1931 bis jetzt wieder an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin. Meine Studienfächer waren: Naturwissenschaften (Zoologie, Botanik, Chemie, Physik, Mathematik) und Philosophie. Folgende Herren Professoren waren meine Lehrer: Deegener, Herter, Hesse, Jollos, Krause, Kühn, Marcus, Zimmer (Zoologie); Diels, Graebner, Kniep, Kolkwitz, v. Wettstein (Botanik); Schlenk, Traube (Chemie); Pohl, Westphal (Physik); Dessoir, Rieffert (Philosophie).

Meine Doktorarbeit fertigte ich an unter der Leitung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. R. Hesse, der mir während der ganzen Zeit mit seinem Rat zur Seite stand, und dem ich für sein gezeigtes Interesse von Herzen danke.

Dora Pockrandt.